

温泉微生物と社会

長島 秀行¹⁾

Hot Spring Microorganisms and Human Life

Hideyuki NAGASHIMA¹⁾

Abstract

Microorganisms such as bacteria, microalgae, and protozoa live in hot spring sources and fumaroles. They are mostly thermophiles. Eukaryotes can live in hot springs up to about 60°C, and an Archaea, specific prokaryote, can live in a submarine vent up to 122°C. Some microorganisms show thermo-acidophilic properties. Bacteria are sometimes found in artificial hot spring facilities. They are not specific hot spring microorganisms, but general bacteria living in usual environments. A genus *Legionella* is one of the pathogenic bacteria, and we need to prevent the disease from the spreading. On the other hand, some hot spring microorganisms are useful for human life. Thermal muds (fango) are mixed with microalgae and are treated with our bodies for medical care and for beauty. DNA polymerase necessary for DNA analysis are isolated from thermophilic bacteria.

Key words : Thermophile, Acidophile, Microorganisms, Legionella, Thermal mud, DNA analysis

要 旨

温泉にはバクテリアや微細藻類, 原生動物など, さまざまな微生物が生息している。多くは好熱性で, 真核微生物は 60°C まで生存できるが, 海底熱水噴出孔付近で発見された古細菌には 122°C まで生存可能なものもある。温泉微生物にはさらに好酸性や好塩性を示す種類もある。また, 温泉浴槽など温泉施設にもバクテリアなどが見られるが, これらは温泉特有の微生物ではなく, たまたま温泉施設に混入したものであるが, 特にレジオネラ属菌は病原性があり, 除去が必要である。温泉微生物には有用なものもあり, 微細藻類を泥浴 (鉍泥浴, ファンゴ) に利用したり, 好熱菌より分離した酵素 (DNA ポリメラーゼ) を DNA 解析に利用したりしている。

キーワード : 好熱性, 好酸性, 微生物, レジオネラ属菌, 泥浴, DNA 解析

1. はじめに

生物界は, 原核生物界, 原生生物界, 菌 (真菌) 界, 植物界, 動物界の五つの界に分ける, いわゆる生物五界説が広く認められている。そのうち, 原核生物界は細胞に明瞭な核がなく (核膜がな

¹⁾ 東京理科大学理学部 〒162-8601 東京都新宿区神楽坂 1-3. ¹⁾ Tokyo University of Science, 1-3 Kagurazaka, Shinjuku-ku, Tokyo 162-8601, Japan.

く), それ以外は, 細胞に明瞭な核がある (核膜がある) 真核生物に属する. 天然の温泉に生息しているのは, そのうち, バクテリア (細菌類) やシアノバクテリア (藍藻) などの原核生物や, 微細藻類, 原生動物などの原生生物類, それにカビ類 (菌類のうち, 特に糸状菌) など, 多くは単細胞や群体, 糸状体の微生物である.

これらの微生物は源泉や露天風呂の岩の表面に緑色や褐色のバイオフィーム (Biofilm, 生物被膜, バイオマット) を形成していて, 一般に, 高温に適応し, 好熱性持っている種類が多い. 陸域に分布する好熱菌の中には 95°C でも生育可能という報告がある (Brock, 1978). 温泉は, 高温環境ばかりでなく, 強い酸性やアルカリ性, 塩化物濃度の多い高浸透圧環境, さらに重金属類, 硫化水素や二酸化炭素などのガス成分や放射性物質などを含むこともある. したがって, 温泉は生物にとって特殊環境であり, そこに生存できる種類は特定のものに限られる. しかし, 温泉に適応できた生物にとっては, 競争相手の少ない好適な環境といえよう.

なお, 温泉生物といえば天然の温泉に分布する生物を意味するが, 広義には循環装置, 配管, 浴槽など人工的な温泉設備に付着した微生物も含まれる.

2. 温泉微生物の種類

日本の温泉においては, 江本 (1964, 1965), 広瀬ら (1977) によると, 細菌類は 33 種, 藻類は 569 種, 計 602 種が確認されている. その後, 高柳, 杉森らが, おもに細菌類の分布について調査している (高柳ら, 1989; 杉森, 1994). Figure 1 に示したのは, このうち, よく見られる主なバクテリアと藻類 (藍藻, 珪藻, 紅藻) を示している (長島, 2008).

温泉には好熱菌のサーマス (*Thermus*, 属名, 学名の一部, 以下同じ. 最高温度 85°C, pH 7~8) やサーモコッカス (*Thermococcus*, 最適温度 88°C, pH 6~7), スルフォロバス (*Sulfolobus*, 最適温度 75°C, pH 2~3) などが見られる (Madigan *et al.*, 2003). 中でもスルフォロバスは pH 2~3 と

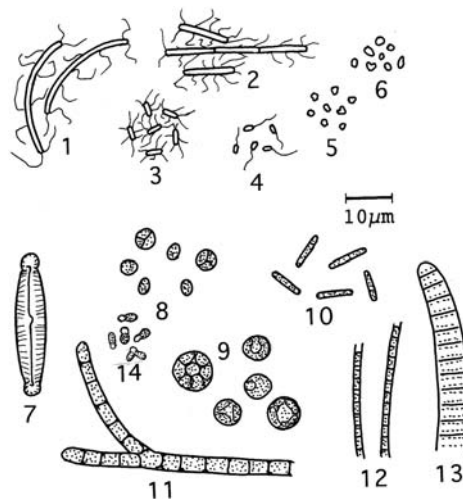


Fig. 1 Some microorganisms living in hot springs (Nagashima, 2008)

1-6 : Bacteria, 7-14 : Microalgae. 1. *Thiobacillus*, 2. *Thermus*, 3. *Bacillus*, 4. *Acidithiobacillus* (*Thiobacillus*), 5. *Sulfolobus*, 6. *Thermoplasma*, 7. *Pinularia*, 8. *Cyanidium*, 9. *Galdieria*, 10. *Synechococcus*, 11. *Mastigocladus*, 12. *Phormidium*, 13. *Oscillatoria*, 14. *Cyanidioschyzon*.

いう強い酸性で生きているので好酸菌でもあるが、こうした特殊環境に生育しているものは、特に、バクテリア類（真正細菌）から分けて古細菌類（アーケア Archaea）として分類されるものが多い。古細菌類は、核酸（16SrRNA）の塩基配列の解析に基づいて提唱された説で、生物五界説とは異なり、生物界を真正細菌（Bacteria, Eubacteria）、古細菌（Archaea, Archaeobacteria）、真核生物（Eukarya）という三つのドメイン（Domain, 領域）に分ける考えで、生体構成成分の比較からも支持されている（Woese and Fox, 1977）。

温泉の源泉地帯には好熱性の藍藻がよく見られる。藍藻（Blue-green algae）は細胞構造がバクテリアに似ていて青緑色（藍色）をしているのでシアノバクテリア（Cyanobacteria, 青いバクテリアという意味）ともいい、原核藻類に属している。例えば、細胞が連なった（糸状体）のイデユアイミドリ（*Mastigocladus*, 最高64°C, pH 7~8）やユレモ（*Oscillatoria*, 最高60°C, pH 7~8）、フォルミディウム（*Phormidium*, 最高60°C, pH 7~8）などが広く分布している（広瀬, 1977; Brock, 1978）。藍藻は、地球上では酸素発生型光合成を行う最初の微生物で、先カンブリア時代の二十数億年前の化石としてストロマトライトが知られている。

それに対し真核藻類では、紅藻イデユコゴメ（*Cyanidium*）、珪藻ハネケイソウ（*Pinnularia*）、ある種の単細胞緑藻などが源泉地帯に分布している。藻類は細胞の色（光合成色素の色）で分類することが多いが、イデユコゴメは紅藻といっても赤くはなく、青緑色をしている。イデユコゴメは酸性温泉（35~55°C, pH 2~3）に生育する単細胞藻類で、最も原始的な真核藻類の一種とされている（Nagashima and Fukuda, 1981）。珪藻（Diatom）は黄褐色をしていて線条模様のある珪酸質の殻を持っている。死んでも殻が残りに、堆積して珪藻土となる。緑藻は文字通り緑色で、これらの藻類に混ざって温泉にしばしば見られる。

3. 温泉微生物の特徴

このように、温泉微生物の特徴は、多くは高温に適応して生育できることである。生育可能な高温限界は微生物の種類によって異なる。これまで、世界各地で温泉や噴気地帯、海底熱水噴出孔などに記録された結果は Table 1 に示している（Madigan *et al.*, 2003; Takai *et al.*, 2008）。

一般に、真核生物の高温限界は約60°Cで、バクテリアなどの原核生物より低い。最近、インド洋の海底熱水噴出孔付近から分離された古細菌（*Methanopyrus*）は、高圧下で122°Cという、最も高温で生存できることがわかった（Takai *et al.*, 2008）。

温泉生物の中には、上記スルフォロバスの他、古細菌サーモプラズマ（*Thermoplasma*, 最高59°C, pH 2）は、高温でしかも酸性環境下で生育できるので、これらの微生物は好酸好熱性生物とよばれている（Brock, 1978）。

4. 温泉微生物の分布と生態

これらの温泉微生物は自然界では単独で生育しているわけではなく、バクテリアやカビ（糸状菌）、藻類、原生動物などと微小な集落（コロニー）、いわゆるバイオフィームを形成していることが多い。日本における温泉微生物の実際の分布について

Table 1 Upper temperature limits for growth of microorganisms living in hot springs (revised from Madigan *et al.*, 2003)

生物の種類	上限の温度 (°C)
真核微生物	
原生動物	56
微細藻類	60
菌類（カビ類）	62
原核微生物	
藍藻類（シアノバクテリア）	74
細菌（化学合成細菌*）	95
古細菌（超好熱細菌）	122**

* 無機物質の酸化によってエネルギーを得ている細菌

** Takai *et al.* (2008) による。

ては、大きく分けると、火山周辺の噴気地帯や源泉付近と、人工的な温泉施設に分けることが出来る(長島, 2006).

4.1 源泉や噴気地帯

火山周辺には地熱地帯や白い煙が常に漂っている噴気地帯がよく見られる。噴気地帯とは二酸化炭素 CO₂ や硫化水素 H₂S, 二酸化硫黄(亜硫酸ガス) SO₂ など火山性ガスが高温の水蒸気 H₂O と共に噴出している地域をいうが、昔から「地獄」と言われているように、時には事故が起こり、危険を伴う地域であることも事実である。

これまで、筆者により日本各地の源泉地帯の温泉微生物を調査したので、その結果を微細藻類を中心にまとめてみる (Table 2, Nagashima, 1997; 長島, 2006).

北海道の知床半島, カムイワッカの滝は 40°C 以上の湯滝となって流れ落ち、滝壺が自然の温泉として人気があるが、よく見ると周囲の岩の表面が青緑色に見える。また、北海道南部、壮瞥町の昭和新山は 1945 年に生成された新しい火山で、現在でも地熱地帯で水蒸気が立ちこめていて、湿った岩の表面は所々緑色に見える。これらの緑色や青緑色の部分を顕微鏡で見ると微細藻類のマットであることがわかる。昭和新山から東南の方向には北海道でも有数の温泉地、登別温泉がある。温泉街の周囲には地獄谷や大湯沼など大噴気地帯がある。地獄谷の源泉の流れは遠くから見ても青緑色に見えるが、これらも強い酸性 (pH 2~3) で 50°C の高温環境で生育している青緑色の紅藻イデユ

Table 2 Distribution of microalgae in hot springs of Japan (revised from Nagashima, 2006)

地域	生育場所	温度 (°C)	pH	微細藻類
北海道				
知床半島	カムイワッカの滝	45	2	紅藻*, 珪藻**
昭和新山	噴気孔	55	3	紅藻*
登別温泉	地獄谷	50	2-3	紅藻*
秋田県				
玉川温泉	噴気孔	40	1.6	紅藻*, 珪藻**
後生掛温泉	温泉地獄	50, 65	2, 7	紅藻*, 藍藻***
蒸ノ湯温泉	噴気孔	35	3	紅藻*
群馬県				
草津温泉	湯畑源泉	50	2	紅藻*, 珪藻**
湯の小屋温泉	源泉	47	8	藍藻***
静岡県				
熱川温泉	温泉井	70	7-8	藍藻***
峰温泉	温泉井	55	8	藍藻***
岐阜県				
新平湯温泉	源泉	60	7	藍藻***
大分県				
別府温泉郷	別府地獄	55	3, 7	紅藻*, 珪藻**, 藍藻***
	鉄輪温泉	50	7	藍藻***
長崎県				
雲仙温泉	雲仙地獄	45	2	紅藻*, 珪藻**

* イデユコゴメ (酸性温泉), ガルディエリア (一部の酸性温泉),

** ハネケイソウなど (酸性温泉),

*** ユレモ, フォルミディウム, イデユアイミドリ, シネココッカスなど (いずれか 1 種, または複数種, 中性温泉)

コゴメが珪藻ハネケイソウと共にバイオマットを形成している(広瀬, 1966; Nagashima, 1997). また, 地獄谷からは古細菌スルフォロバスが発見されている(Kurosawa, 1995). 近くの大湯沼は60°C近い高温であるが中性で, 湖岸は灰色かやや黒味を帯びた泥が堆積している. そこには緑藻や藍藻類がわずかに見られるが, 主にチオバチルス(*Thiobacillus*)など各種のバクテリアが生育している.

東北地方では, 秋田県の玉川温泉には岩盤浴で有名な噴気地帯や, 98°Cの大噴(おおぶき)源泉から流れ出る湯川がある. また, 同じく秋田県の後生掛(ごしょがけ)温泉には大規模な噴気地帯「温泉地獄」があり, 遊歩道があって見学することができる. この源泉や「地獄」にもいろいろな温度やpH下で古細菌スルフォロバス(杉森ら, 1989)や紅藻イデユコゴメなどが生育している.

関東地方では, 神奈川県箱根町の大涌谷(おおわくだに)噴気地帯は, 硫黄を多量に含むため硫黄細菌類が生息している可能性があるが, 既に, 古細菌スルフォロバスや好熱性細菌バチルスなど(高柳ら, 1985), また, 古細菌の新種スルフィスファエラ(*Sulfurisphaera*, Kurosawa, 1998)が発見されている. 群馬県草津温泉の湯畑や西の河原源泉は強い酸性で, 青緑色や褐色に見える所があるが, そこにはイデユコゴメや類似のガルディエリア(*Galdieria*), ハネケイソウ等の藻類や, バチルス(*Bacillus*)などのバクテリアがバイオフィーム(バイオマット)を形成している(高柳ら, 1986; 長島, 1995). また, 草津白根山の湯釜(20°C, pH 1.8)からはアシディチオバチルス(*Acidithiobacillus*)が発見されている(Takano *et al.*, 1997). 栃木県日光湯元温泉からは, 硫黄細菌の集落, いわゆる硫黄芝が発見されているが(三好, 1897), 硫黄芝は, その後, 岩手県夏油(げとう)温泉など各地の温泉に分布していることがわかった(牧, 1980).

伊豆半島にある熱川温泉や峰温泉(静岡県)では, 源泉のやぐらの周囲に温泉の蒸気が立ち込めているが, 付近に白色や黄白色の温泉沈殿物に混じって, 緑色や青緑色, 褐色の部分が見える. これはバクテリアや藍藻など微細藻類がバイオフィーム(50°C~70°C, pH 7~8)を形成しているためである(長島, 2009).

関西, 四国地方には有馬温泉, 白浜温泉, 道後温泉など歴史的にも有名な温泉地があるが, 噴気地域はあっても比較的小規模である.

それに対し, 九州地方は火山や温泉に大変恵まれている. まず, 大分県別府温泉郷では, 「地獄めぐり」として見学できる海地獄や山地獄, 坊主地獄, 竜巻地獄などの「別府地獄」, 地熱を利用して明礬(みょうばん, 硫酸アルミニウムなどを含む鉱物)を産出する明礬温泉, あちこちから湯気が立ち昇る鉄輪(かんなわ)温泉があり, これらの噴気地帯では, 古細菌スルフォロバス(北島ら, 1997)や藍藻類, 紅藻類, 珪藻類などが観察されている. また阿蘇外輪山周辺の熊本県地獄温泉, 長崎県雲仙温泉の雲仙地獄, 鹿児島県霧島温泉郷の硫黄谷温泉や林田温泉などがある. このうち雲仙地獄の高温, 酸性域にはイデユコゴメやハネケイソウが発見されている(Nagashima, 1997).

以上, まとめてみると, 高温で中性の源泉(噴気地帯)には主にフォルミディウムやイデユアイミドリ, シネココッカスなどの藍藻類(シアノバクテリア)が分布し, 高温で酸性の源泉には紅藻類イデユコゴメや珪藻類ハネケイソウが広い範囲に分布していることが分かる. バクテリア類では, 中性の温泉にはサーマスなどが, 酸性の温泉にはバチルスや古細菌スルフォロバスなどが生育していることが分かる.

4.2 温泉施設

人工的な温泉設備としては, 温泉の揚湯ポンプとその配管, 貯湯タンク, 循環設備, 浴槽(室内と露天)などがあるが, それらの周辺には微生物が見られる. 露天風呂の周りを囲む岩の表面が褐色や緑色, 青緑色に見えることがあるが, この場合も, 主に微細藻類やバクテリアなどが混在した

バイオフィームとってよい。

最近では温泉の湧出量が不足している場合や温泉の安定した供給のために、各温泉旅館やホテル単位での循環方式、また地域全体による集中管理方式による配湯が多くなってきたが、配湯管やフィルターには、沈殿物やゴミと共にバクテリアやカビ、原生動物など様々な微生物が付着して「ぬめり」を形成する。したがって、定期的な清掃や消毒を行ってこれらを除去することが必要となる。

「かけ流し」温泉の場合にも、室内の浴槽や露天風呂には白色や黄褐色などの浮遊物（湯ノ花）が見られることがあるが、これらは温泉成分であるカルシウムや硫黄化合物にバクテリアや菌類などの微生物が付着して形成されたと考えられている。

さらに、入浴後の温泉排水の問題がある。温泉排水にはヒトが入浴したために、皮膚表面から汗や脂質など様々な有機物と共に、大腸菌や一般細菌も混入してくる。特に多くのバクテリアは有機物を栄養源としているので、こうした温排水はバクテリアが繁殖しやすい環境になっている。したがって、パイプなどを良く清掃し、速やかに下水や川などに流す必要がある。しかし、温泉に特有な問題として、酸性温泉では中和処理が必要であり、また、ヒ素やフッ素、ホウ素などが含まれている温泉では、それらの排水基準を満たさなければならないという問題が生じている。

4.3 温泉設備の衛生管理

温泉に入浴すれば、当然、ヒトにより微生物が浴槽に持ち込まれる。大腸菌はグラム陰性桿菌（かんきん）の一種で、通常は無害であるが、その名の通り人の腸内に寄生（または共生）していて、入浴すれば、温泉設備など至るところに存在する一般細菌（バクテリア）とともに、浴槽を汚染する。大腸菌数は浴槽のヒトによる汚染の指標になるわけである。かけ流し温泉でも浴槽に注ぎ込まれる湯量に比べて、入浴客が多ければ微生物による汚染は当然多くなる。したがって、かけ流し温泉でもいつも清潔というわけにはいかない（甘露寺, 2005; 浜田, 2009)。

温泉を循環させて利用する場合、清掃や消毒が不完全であると循環設備、特にその配管やフィルターに「ぬめり」（バイオフィーム）を形成し、そこにレジオネラ属菌 (*Legionella pneumophila* など) が繁殖しやすくなる（加藤, 2004; 大野, 2009)。既に述べたように、バイオフィームとは微生物の集団に微生物からの分泌物などが付着している状態なので、消毒しようとしても消毒剤が入りにくく、効きにくくなるわけである。

免疫機能が弱い老人や子供、病弱な人たちがレジオネラ属菌が混入した温泉飛沫などを吸い込むとレジオネラ症を発症することがある。レジオネラ症のうち、特にレジオネラ肺炎になると重症となり死亡することがある。しかし、レジオネラ属菌は常在菌とって、温泉に限らず水冷式の空調設備や給湯設備、公園の噴水などにも含まれるバクテリアで、ふつう感染性はあまりない。ところが、このバクテリアがアカントアメーバ (*Acanthamoeba*) などのアメーバ (*Amoeba*) 類に寄生して「保護」された状態になると、浴槽の温度に近い 40°C 付近でよく増殖するので、たまたま温泉に混入したものが循環装置で急速に増殖し、飛散して、2000 年には宮崎県の公共温泉施設でレジオネラ症による死亡事件が起きたわけである。

アメーバは細胞の形を変えながら運動し、仮足（偽足）を使ってバクテリアや藻類などを捕食する単細胞の原生動物の一種で、大きいものは体長が 0.5 mm 位ある。アメーバは 60°C 近くの高温や強酸性環境では生きられないので、泉質によっては生息できない。

以上のことから、私たちが温泉に入ったとき、温泉には微生物も「入ってくる」と考えざるを得ない。そもそもバクテリアのいない世界（無菌状態の世界）は自然界では考えられないことで、ヒトと微生物は「うまく付き合っていく」しかないのである。少なくともレジオネラ属菌などの病原性微生物を除去し（殺菌、または消毒し）、きちんと衛生管理された温泉ならば、循環であろうが

「かけ流し」であろうが、安心して楽しむことができるわけである。

5. 温泉微生物と社会

5.1 温泉医学、美容と健康への応用

筆者は、2004年12月にフランスのダックス Dax 市で開かれた第3回ヨーロッパにおける熱泥(浴)国際シンポジウム (Third International Symposium on Thermal Muds in Europe) に参加する機会を得た(長島, 2005)。そこでは、ヨーロッパの温泉地においては治療用や美容用として泥浴(鉱泥浴, 熱泥浴, Thermal muds) が盛んであり、それに関する多くの発表があった。例えば、ダックス市では粘土質の泥にイデユアイミドリ、フォルミディウム、スピルリナ (*Spirulina*) などの温泉産藍藻を混ぜて温室で発酵(熟成)させたものは TERDAX として市販され、泥浴(泥パック)用として広く使われている。また、フランスのネリ・レ・バン Neris les Bains 温泉から分離されたイデユアイミドリを粘土と混ぜたものはリュマチ性関節炎の炎症を抑えることが明らかにされている。

また、イタリア、ドイツ、オーストリアでは、ファンゴ Fango といって、火山灰由来の泥や湖底の泥を温泉水と混ぜ、発酵させたものを、全身、または部分浴によって治療や美容に利用しているが、このファンゴでは、藍藻や珪藻などが含まれている(阿岸・飯島, 2006)。

ところで、日本では、「スピルリナ」は錠剤状に加工されてカロテノイドやミネラルが豊富な健康食品として市販されているが、このスピルリナ (*Spirulina platensis*) はアフリカの強アルカリ性の塩湖から採られたものである(竹中, 2003)。類似のスピルリナは日本の温泉にも分布していることが知られている。

5.2 バイオテクノロジーへの応用

温泉微生物がサイエンスの分野に貢献していることも少なくない。例えば、DNA 鑑定やバイオの研究に欠かせない DNA 増幅装置 (PCR) に使われるポリメラーゼ (Taq Polymerase) という酵素は、最初、アメリカのイエローストーン国立公園の温泉から単離された好熱性細菌サーマスから精製されたものである (Madigan *et al.*, 2003)。また、鹿児島県子宝島の硫気孔から分離した好熱菌サーモコッカス (*Thermococcus kodakaraensis* KOD-1 株, 最適温度 85°C) から得られた DNA ポリメラーゼは、KOD・DNA ポリメラーゼとして市販されている (今中, 2006)。

北海道・オンネトー湯の滝では、マンガン酸化細菌シュードモナス (*Pseudomonas*) が温泉水中のマンガニオンから二酸化マンガンを生成している。これをバイオミネラリゼーションといっている (Okazaki and Ishikawa, 2003)。

基礎分野としては、既に、古細菌スルフォロバス、藍藻シネコッカス (*Synechococcus*)、紅藻イデユコゴメ、紅藻シアニディオシゾン (*Cyanidioschyzon*) などのように耐熱性の機構や生命の起源や進化の研究に盛んに利用されているものもある。

今後、温泉微生物を活用する方向として、環境浄化に役立てることが考えられる。例えば、バイオレメディエーションといって微生物を利用して土壌などの環境浄化を行おうという研究も行われている (児玉ら, 1995)。まだ、研究段階であるが、温泉微生物を利用してカドミウムなど、ヒトにとって毒性のある重金属類を環境中から除去する研究も進められている。また、工場の温排水や酸性の排水の浄化に温泉微生物が有効かもしれない。

あ と が き

本論文では、主に温泉に生息する微生物を中心に略述したが、海底の熱水や温泉に生息する生物全般については、杉森 (2010) が紹介しているので参照されたい。

引用文献

- 阿岸祐幸, 飯島裕一 (2006): ヨーロッパの温泉保養地を歩く, 162 p, 岩波書店, 東京.
- Brock, T.D. (1978): *Thermophilic Microorganisms and Life at High Temperatures*. 465 p., Springer-Verlag, New York.
- 江本義数 (1964): 我が国の温泉中に棲息する生物 (その 1), 温泉工学会誌, **2**, 148-159.
- 江本義数 (1965): 我が国の温泉中に棲息する生物 (その 2), 温泉工学会誌, **3**, 19-29.
- 広瀬弘幸 (1966): 登別温泉の温泉生物, 特に温泉植物について, 温泉科学, **16**, 65-70.
- 広瀬弘幸 (1977): 藍藻綱, 紅藻綱, 日本淡水藻図鑑, pp. 1-177, 内田老鶴圃, 東京.
- 浜田真之 (2009): 宿泊者数から見た温泉の必要量. 温泉科学, **59**, 229-233.
- 今中忠行 (2006): 微生物と共生しよう—パワフル微生物の応用—, 99 p., 化学同人, 京都.
- 加藤尚之 (2004): 温泉のレジオネラ, 温泉科学の最前線 (西村進, 編), pp. 167-189, ナカニシヤ出版, 京都.
- 甘露寺泰雄 (2005): 温泉浴槽の衛生管理. 温泉地域研究, 第 4 号, 1-8.
- 北島富美雄, 津曲信幸, 村江達士 (1997): 別府温泉 “かまど地獄” からの好熱好酸性古細菌の分離とその抽出性脂質成分の性質. *Res. Org. Geochem.*, **12**, 61-70.
- 児玉 徹, 大竹久夫, 矢木修身 (1995): 地球をまもる小さな生き物たち. 238 p., 技報堂出版, 東京.
- Kurosawa, N., Sugai, A., Fukuda, I., Itoh, T., Horiuchi, T. and Itoh, Y.H. (1995): Characterization and identification of thermoacidophilic Archaeobacteria isolated in Japan. *J. Gen. Appl. Microbiol.*, **41**, 43-52.
- Kurosawa, N. (1998): *Sulfurisphaera ohwakuensis* gen. nov., sp. nov., a novel extremely thermophilic acidophile of the order Sulfolobales, *Internat. J. System. Bacteriol.*, **48**, 451-456.
- Madigan, M.T., Martinko, J.M., Parker, J. (2003): *Brock Biology of Microorganisms*, 1019 p., Prentice Hall, New Jersey.
- 牧 陽之助 (1980): 岩手県夏油温泉における硫黄芝とその構成細菌. 岩手医大教養部年報, **15**, 21-27.
- 三好 学 (1897): 日本鉱泉ノ生態学的研究略報. 植物学雑誌, **11**, 285-290.
- 長島秀行 (1995): 群馬県草津温泉の微細藻類. 温泉科学, **45**, 26-30.
- Nagashima, H. (1997): Microalgae living in acid hot springs in Japan. *Proc. of the 33rd Conference of SITH in Hakone, Kanagawa, Japan*, 293-296.
- 長島秀行 (2005): フランスの温泉を訪ねて (その 1), 温泉, **73**, 2 月号, 日本温泉協会, 4-7.
- 長島秀行 (2005): フランスの温泉を訪ねて (その 2), 温泉, **73**, 4・5 月号, 日本温泉協会, 28-31.
- 長島秀行 (2005): フランスの温泉を訪ねて (その 3), 温泉, **73**, 6 月号, 日本温泉協会, 18-21.
- 長島秀行 (2006): 温泉と微生物 (1), 温泉, **74**, 1 月号, 日本温泉協会, 6-9.
- 長島秀行 (2006): 温泉と微生物 (2), 温泉, **74**, 2 月号, 日本温泉協会, 20-22.
- 長島秀行 (2006): 温泉と微生物 (3), 温泉, **74**, 3 月号, 日本温泉協会, 36-39.
- 長島秀行 (2006): 温泉と微生物 (4), 温泉, **74**, 4・5 月合併号, 日本温泉協会, 30-33.
- 長島秀行 (2008): 草津温泉の微生物. 白倉卓夫編著「草津温泉—温泉を科学する—」, pp. 71-87,

上毛新聞社, 前橋.

長島秀行 (2009) : 温泉微生物. 温泉図鑑—自然編一, 日本温泉協会, 34-37.

Nagashima, H. and Fukuda, I. (1981) : Morphological properties of *Cyanidium caldarium* and related algae in Japan. Jpn J. Phycol., **29**, 237-242.

Okazaki, M. and Ishikawa, E. (2003) : Manganese oxidizing bacterium and its mediation on manganese oxide deposition at the “Yuno-taki Falls”, Hokkaido, Japan. Biomineralization (BIOM2001), pp. 284-286., Tokai Univ. Press, Hadano (Kanagawa).

大野 章 (2009) : レジオネラから覗く生物進化—環境微生物の世界—, 温泉科学, **59**, 173-178.

杉森賢司 (1994) : 温泉の生物学. 温泉科学, **44**, 159-182.

杉森賢司, 高柳進之輔, 代谷次夫, 梅津芳生 (1989) : 八幡平周辺の温泉に生息する好酸好熱性細菌. 温泉科学, **39**, 140-149.

杉森賢司 (2010) : 温泉・熱水・噴気と生命. 温泉科学, **60**, 177-194.

Takai, K., Nakamura, K., Toki, T., Tsunogai, U., Miyazaki, M., Miyazaki, J., Hirayama, H., Nakagawa, S., Nunoura, T. and Horikoshi, K. (2008) : Cell proliferation at 122°C and isotopically heavy CH₄ production by a hyperthermophilic methanogen under high-pressure cultivation. Proc. Natl. Acad. Sci. USA., **105**, 10949-10954.

Takano, B., Koshida, M., Fujiwara, Y., Sugimori, K. and Takayanagi, S. (1997) : Influence of sulfur-oxidizing bacteria on the budget of sulfate in Yugama crater lake. Kusatsu-Shirane volcano, Japan. Biogeochemistry, **38**, 227-253.

高柳進之輔, 杉森賢司, 千頭道子 (1985) : *Sufolobus* の単離とその細胞構造. 東邦大学教養紀要, **17**, 43-52.

高柳進之輔, 杉森賢司, 千頭道子 (1986) : 酸性温泉に生息する微生物の同定と分布. 東邦大学教養紀要, **18**, 33-43.

竹中裕行 (2003) : 生命の源・マイクロアルジェ, 171 p., 成山堂書店, 東京,

Woese, C.R. and Fox, G.E. (1977) : Phylogenetic structure of the prokaryotic domain : The primary kingdoms. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **74**, 5088-5090.