

© 1991 ISIJ

解 説

微生物における磁性鉄微粒子

松 永 是*

Production of Magnetite Particles in Microorganisms

Tadashi MATSUNAGA

1. は じ め に

LOWENSTAM は 1960 年代の始めにヒザラガイの菌に磁石を近づけたところ鉄粉のように並ぶものを発見し、これがマグネタイト (Fe_3O_4) であることを確認した¹⁾。これが生物から発見された最初の磁性体であった。その後、1970 年代のなかば BLAKEMORE により菌体内に磁気微粒子を持つ微生物、走磁性細菌が発見された²⁾。さらにミツバチ、ハト、マグロ、サケなどの動物でも磁気微粒子の存在が確認された。生物が合成する磁気微粒子は単磁区構造をとるため磁気モーメントが大きく、粒子径も 50~150 nm 程度であり、形状も揃っているなどの特性を有している。しかしながら、その役割や働きはまだ十分に解明されていない。本稿では、微生物における鉄微粒子 (磁性体) を中心に、その生成メカニズム、キャラクターゼーション、応用などについて述べる。

2. 生物由来の磁石

2.1 動物

ハト、渡り鳥、ミツバチなどは地磁気を感知し、その運動・行動方向を定めていると推定された。ハトの首や頭部に残留磁気を示す部分がみられ、その部分を電子プローブ X 線マイクロアナライザーにより解析したところマグネタイトが局在することが明らかになった。この残留磁化を示す部分は神経組織を含んでおり、組織内にはフェリチンと推定される鉄含有タンパク質が含まれていた。この他、マグロやサケなどの回遊魚において、マグネタイトが鼻腔域にある中篩骨 (Mesethmoid bone) に存在していることが確認された³⁾。抽出されたマグネタイトはキャラクターゼーションも行われているが、いずれも単磁区構造をとっていることが明らかになった⁴⁾。ベニザケ *Oncorhynchus nerka* から抽出された単磁区のマグネタイトの粒子径は 25~60 nm (平均 48 nm)

で、粒子は鎖状の形態で存在しており⁵⁾、さらに生育とともに、マグネタイト粒子由来の磁化が増大していることも報告されている⁶⁾。この他にもエビ、カメなどからも残留磁気を示す部分が頭部でみられ、その解析が行われている。

この他、ミツバチにも腹部の組織中にマグネタイトの存在が確認されている。また、ミツバチを 100 mT のパルス磁場中にさらすことにより、この磁場がミツバチの行動に影響を与え、方向感覚を狂わせることを示している。しかも、ミツバチはパルス磁場に対する学習効果も示した⁷⁾。

磁気を感じる生物には、この磁気微粒子と神経系組織の複合体からなる磁気センサーらしきものの存在が推測されている。磁気微粒子が関与した磁気感覚モデルについては、いくつか報告があるが、まだその機構を解明するに至っていない。動物は微生物とは異なり、高度に分化された多くの感覚細胞を持っているが、その中の一つに運動方向や重力方向を感じる有毛細胞がある。おそらく、磁気感覚器も、この組織に類似したものと仮定される。

2.2 微生物

微生物の中で、走磁性細菌 (*Aquaspirillum magnetotacticum*) は、その菌体内に 50~100 nm のマグネタイトの微粒子が 10~20 個ほど連なったマグネトソームを保持している。これで地磁気を感知し、磁力線の方角を認識することができる。この細菌は北半球では北 (S 極) に、南半球においては南 (N 極) に向かって泳ぐことが知られている。海洋の堆積物表層にも走磁性細菌が確認された。磁気を示す微粒子の構造は単磁区であった。堆積物中の走磁性細菌の分布と磁気の強さに相関関係が認められ、STOLZ らは堆積物中の残留磁化の源が走磁性細菌だと推定している⁸⁾。この他、磁気に応答する藻 (*Anisoneme* sp.) が発見され、マグネトソーム状の磁

平成 2 年 12 月 10 日受付 (Received Dec. 10, 1990) (依頼解説)

* 東京農工大学工学部教授 工博 (Faculty of Engineering, Tokyo University of Agriculture and Technology, 2-24-16 Naka-cho Koganei, Tokyo 184)

Key words : magnetic bacteria ; magnetosome ; fluoroimmunoassay ; phagocytosis ; micro magnetic sensor.

気微粒子の鎖が細胞壁の近くに存在していることが確認された⁹⁾。このような微生物はマグネトソームを保持することで磁力線方向に配向することができる。すなわち、地磁気がマグネトソームを有する走磁性を示す微生物の運動方向を決定していることが示された。したがって、微生物の菌体内でマグネトソームは、磁気を感じ取るコンパスとなっていると推定されている。

また最近、嫌気条件下でもマグネタイトをつくる細菌 (GS-15) が発見された。この GS-15 は走磁性を示さないが、代謝の最終電子受容体として 3 価の鉄を還元するときに菌体外にマグネタイトを作り出す。GS-15 は嫌気条件下で、その増殖の際、有機物の酸化と 3 価の鉄の還元を行う。1 mol の酢酸塩を分解する際に、8 mol の Fe^{3+} を Fe^{2+} に還元する。走磁性細菌が菌体内の磁気微粒子を方向性決定に利用しているのに対し、GS-15 が合成する磁気微粒子は、代謝の途中での副産物で、その他の生物学的意味はないと考えられる。

電子供与体としての酢酸塩と 0.2 mol/l の 3 価鉄イオンを含む培地で、気相を窒素置換し GS-15 を培養したところ、GS-15 の増殖につれて、磁性を帯びていない茶色のアモルファス酸化鉄は黒色の磁気微粒子に変化した。黒色の磁気微粒子は GS-15 を植菌しなかった場合には生成がみられないことより、磁気微粒子の合成には GS-15 の代謝が関与していると考えられる。また、GS-15 は菌体 10 g 当たり 1 kg の磁気微粒子を合成する能力を持っていた。この磁気微粒子を透過型電子顕微鏡で観察したところ、粒径 10~50 nm の結晶の凝集塊が見られた。X 線エネルギー分散型分析装置による分析により鉄が検出され、さらに電子線回折により、この磁気微粒子はマグネタイトであることが示された。また、ローリー・フーリエ・テストにより、この磁気微粒子は単磁区構造を示した。これらの結果より、GS-15 は嫌気的な条件下で有機物を酸化し、3 価の鉄を還元する際、多量のマグネタイトを合成することができると考えられる¹⁰⁾。

3. 微生物由来の磁気微粒子の分離と キャラクタリゼーション

3.1 走磁性細菌の培養

淡水性らせん菌の *Aquaspirillum magnetotacticum* MS-1 株の単離が行われ¹¹⁾、MOENCH らは球菌の走磁性細菌を磁力により濃縮、純粋化し、グラム陰性菌であること、鉄含有量は乾燥菌体重量当たり 3.8% であることを示した¹²⁾。BAZYLINSKI らは、嫌気条件下で菌体内にマグネタイトを合成する海洋性走磁性細菌 MV-1 株の単離を行った¹³⁾。MV-1 は亜酸化窒素 (N_2O) で置換した培地でキナ酸鉄を鉄源として培養すると、10 個ほどのマグネタイト微粒子が連なったマグネトソームを合成する。その粒径は 40~60 nm で、乾燥菌体重量の約 1.6

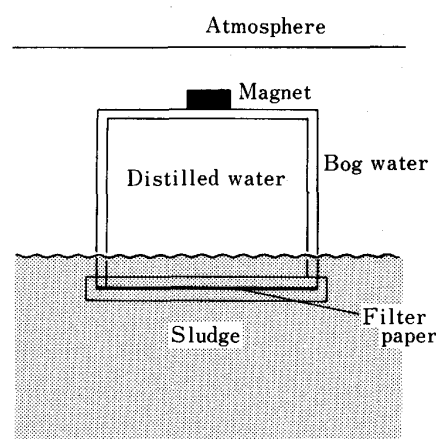


Fig. 1. Harvesting apparatus of magnetotactic bacteria.

% を占めていた。MV-1 は N_2O を最終電子受容体として嫌気呼吸を行い、 N_2O を N_2 に還元する。このことからマグネタイト合成には酸素を必要とせず、また、海洋の堆積物中に N_2O が存在することから、嫌気的な堆積物中の残留磁化の根源の一つとして考えられている¹³⁾。

筆者らは、走磁性細菌を国内の池や沼、湖、海岸などから分離した。Fig. 1 に示したような円柱状の容器にイオン交換した蒸留水を満たして、容器の上にサマリウム-コバルト (Sm-Co) 磁石の S 極を置き、下にろ紙を取り付けて池、沼、海岸などの泥や砂の上に数時間放置すると、数種類の走磁性細菌が菌数にして $10^7 \sim 10^9$ 個集まった。また、泥や砂の表層数 cm のところを取ってきて、容器に入れ側面に磁石の S 極を置き光学顕微鏡で観察したところ、6~7 種の走磁性細菌が確認できた。走磁性細菌は菌体内に十数個の磁気微粒子が連なったチェーン (マグネトソーム) を有し、べん毛により運動することが確認された。さらに、走磁性細菌のスクリーニング、単菌分離を行ったところ、好気的な条件下で増殖可能ならせん状の走磁性細菌の分離に成功した (Photo. 1)。この走磁性細菌を炭素源にコハク酸、窒素源に硝酸ナトリウム、鉄源にキナ酸鉄を含む MSGM 培地で培養したところ、培養後 4~5 日で定常に達し、細胞は 5×10^8 cell/ml まで増殖可能であった。

培地中の鉄イオン濃度を 1.7 mg/l とした場合、培養 4 日後で 71 の培地より 138 mg の乾燥菌体を得られ、菌体の 2.5% にあたる 3.5 mg の磁性細菌粒子が抽出された。このとき、培地中の鉄イオンの減少が確認され、磁性細菌粒子の合成に用いられた培地中の鉄イオンの量は 2.5 mg であった。この結果、培地中の鉄イオンのほとんどが取り込まれて、磁性細菌粒子の生成に用いられているということが明らかになった。しかしながら、培地中に鉄イオンが全く含まれていない場合、走磁性細菌の増殖は見られなかった。このことから、走磁性細菌の

Table 1. Separation of bacterial magnetic particles from magnetotactic bacteria by various treatments.

Treatment	Membrane thickness (Å)	Median ^{a)} diameter (μm)	Surface area (m ² /g)	$t_a = 0.5a_0(\text{min})^b$		
				250	125 (μg/ml)	63
Ultrasonication	44	0.12	12.84	35.0	63.0	124.0
Lysozyme	36	0.94	3.08	24.0	46.0	102.0
Lysozyme + NaOH	35	1.87	0.98	—	—	43.0
Ultrasonication + Chloroform-methanol	0	12.52	0.30	10.7	14.0	30.0

a) Particle concentration was adjusted to approximately 130 μg/ml (absorbance 100) for particle size analysis.

b) Absorbance (a) of particle suspension was measured at 660 nm.

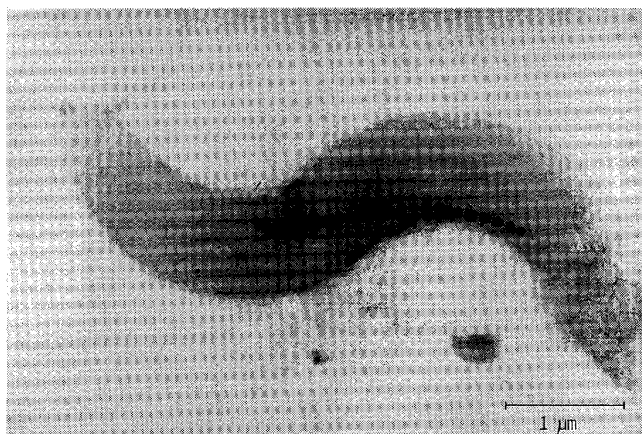


Photo. 1. Transmission electron micrograph of magnetotactic bacteria.

増殖には鉄イオンが必要であることがわかった。

3.2 磁性細菌粒子のキャラクタリゼーション

磁性細菌粒子のキャラクタリゼーションについては、すでに電子線回折¹⁴⁾、高分解能透過型電子顕微鏡¹⁵⁾、メスバウアー分光法などを用いて行われている。

まずさまざまな方法で分離した磁性細菌粒子の特性について Table 1 にまとめた。超音波処理で分離した場合、平均粒子径は 0.12 μm であった。粒子を 63 μg/ml の濃度に懸濁すると吸光度 (660 nm) が半減する時間は 124 min と、人工のマグネタイト微粒子に比べ、非常に分散性に優れていた。リゾチーム処理で分離すると、磁性細菌粒子が凝集して、平均粒子径が 0.94 μm となった。さらに、アルカリ (5N NaOH) 処理を行うと、より大きな凝集を形成した。超音波処理により分離した磁性細菌粒子をクロロホルム-メタノール (2:1 v/v) で処理すると、磁性細菌粒子を覆っていた有機薄膜の存在は認められなくなり、平均粒子径も 12.52 μm と非常に大きな凝集塊を形成した。このように、分離方法を変えることでさまざまな大きさの磁性細菌粒子を調製することができた。また、この有機薄膜が磁性細菌粒子の分散性に関与していることが示された。

磁性細菌粒子をエネルギー分散型 X 線分析装置により分析したところ、主成分が鉄および酸素であることから、磁気微粒子は鉄の酸化物 (FeO, Fe₂O₃, Fe₃O₄) であると考えられた。そこで電子線回折分析を行ったところ、

Table 2. Fatty acid composition of magnetosome membrane.

Fatty acid	Amounts of fatty acid (μg/mg magnetosome)
C _{12:0}	0.08 (0.3%)
C _{14:0}	0.24 (0.8%)
C _{16:0}	2.94 (9.2%)
C _{16:1}	13.81 (43.4%)
C _{18:1}	14.72 (46.3%)
TFA	31.79 (100.0%)

TFA : Total Fatty Acid

ろ、電子線回折パターンは純粋なマグネタイトのパターンと一致した。また、高分解能透過型電子顕微鏡で結晶の各面の格子間距離を測定したところ、人工のマグネタイトとはほぼ一致した。

以上の結果から、分離した磁性細菌粒子もマグネタイトの結晶であることが示された。この磁性細菌粒子の大きさ、形状を解析したところ、単磁区の磁気微粒子であることが確認された。磁化特性も人工のマグネタイトとはほぼ一致した。

また、クロロホルム-メタノールで処理したときに膜の存在が認められなかったことから、脂質が有機薄膜の構成成分になっていると推察された。そこで、有機薄膜の脂質成分について薄層クロマトグラフィー (TLC) を用いて分析した。磁性細菌粒子からクロロホルム-メタノールで膜の脂質分を抽出したところ、磁性細菌粒子 13.5 mg から脂質 1.59 mg が分離された。展開溶媒にクロロホルム-メタノール-水 (65:25:4) を用いて TLC を行ったところ、脂質成分中に 3 種のりん脂質が検出された。このりん脂質の一つはホスファチジルエタノールアミン (PE) であることが明らかになった。りん脂質は磁性細菌粒子 1 mg 当たり 68 μg で、全脂質の 58% を、PE は磁性細菌粒子 1 mg 当たり 34 μg で、りん脂質の 50% を占めていることが明らかになった。さらに、抽出した脂質の脂肪酸組成を調べた。塩酸-メタノールでメチルエステル化した脂肪酸をガスクロマトグラフィーで分析したところ、3 種類の飽和脂肪酸が検出された (Table 2)。しかし、そのほとんどが不飽和脂肪酸のパルミトオレイン酸とオレイン酸で、全脂肪酸量の約 90% を占めていた¹⁶⁾。

この磁性細菌粒子の生成メカニズムは、まだ解明されていないが、一つの仮説が示されている。まず、細胞外

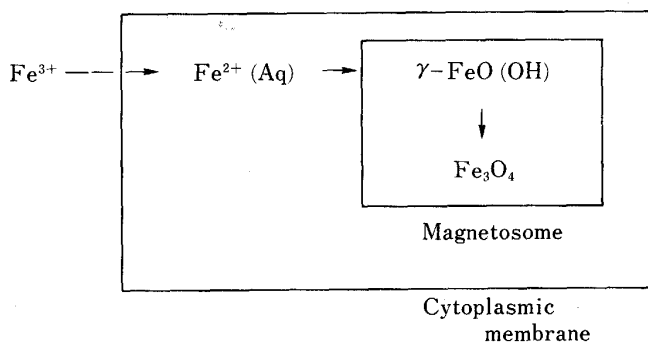


Fig. 2. Mechanism of *in vivo* synthesis of bacterial magnetite.

のキレート状の3価の鉄イオン (Fe^{3+}) が還元され、2価の鉄イオン (Fe^{2+}) として細胞内に蓄積される。この Fe^{2+} はオキシ水酸化鉄(III) [$\gamma\text{-FeO}(\text{OH})$] となる。このオキシ水酸化鉄(III)の表面に Fe^{2+} が吸着し、プロトンが放出され、中間体 $\gamma\text{-FeO}(\text{OH})_2\text{FeOH}^+$ が形成される。さらに、この中間体が加水分解され、マグネタイト (Fe_3O_4) が生成されると推察されている (Fig. 2)。

4. 走磁性細菌・磁性細菌粒子の応用

以上のように、走磁性細菌は有機薄膜で覆われたマグネタイトの微粒子を常温・常圧で合成する。しかしながら、これらの応用に関する研究はまだほとんど行われていなかった。そこで、筆者らは走磁性細菌および磁性細菌粒子の応用として磁性細菌粒子への酵素の固定化、血球への磁性細菌粒子の導入、マイクロ磁気センサーとしての利用について検討した。

4.1 酵素の固定化

酵素は、通常は可溶性のタンパク質で、生体内においては反応の触媒を行っている。この酵素に磁石をつけることができれば磁気誘導が可能になる。そこで、磁性細菌粒子に酵素を結合 (固定化) させた。磁性細菌粒子に γ -アミノプロピルトリエトキシシラン ($\gamma\text{-APTES}$) 処

理を行い、アミノ基をつける。つぎにグルタルアルデヒドと反応させアルデヒド基を出し、これと酵素のアミノ基と反応させてグルコースオキシダーゼを磁性細菌粒子に固定化した。同様の方法で、人工の磁気微粒子であるマグネタイトや Zn-フェライトにもグルコースオキシダーゼを固定化した。その結果、人工のものと比較すると、磁性細菌粒子に固定化できる酵素量は 80~110 倍となり、酵素活性は 30~40 倍高かった。その原因としては、人工の磁気微粒子が容易に凝集するのに対して、磁性細菌粒子は分散性がよく、有機薄膜で覆われているために鉄イオンの溶出が起こらないなどの理由が考えられる。グルコースオキシダーゼ以外のウリカーゼやアラニンデヒドロゲナーゼでも同じような結果が得られた¹⁷⁾。

4.2 抗体の固定化とフルオロイムノアッセイへの応用

抗体の固定化は直接グルタルアルデヒドを用いて磁性細菌粒子を処理することにより、有機薄膜中に含まれるアミノ基をアルデヒド基に置換し、さらに抗体溶液中に放置することにより行った。この調製した抗体固定化磁性細菌粒子の応用として、抗原抗体反応で磁気微粒子が凝集することにより起こる蛍光強度の減少を測定する迅速、簡便なフルオロイムノアッセイ法を開発した (Fig. 3)。まず、マウス IgG を適当な濃度になるように、Tween 20 を 0.16% 含む、ゼラチン-ペロナール緩衝液 (GVB; pH 8.3) で希釈し、標準溶液とした。FITC 標識抗マウス IgG 抗体固定化磁気微粒子 100 μg と希釈した標準サンプル 100 μl を混合し、37°C, 15 min 抗原抗体反応を行った。反応の際、外部から Sm-Co 磁石を用いて磁場をかけ、抗体固定化磁気微粒子を磁氣的に凝集させ、抗原抗体反応に基づく凝集の促進を行った。反応後、試料液をゼラチン 1% を含む GVB に分散させ、蛍光分光光度計により蛍光強度を測定した。

FITC 標識抗マウス IgG 抗体を磁性細菌粒子および同サイズの人工のマグネタイトに固定化したところ、人工のマグネタイトでは抗体固定化量が 63 $\mu\text{g}/\text{mg}$ Particles であったのに対し、磁性細菌粒子はその約

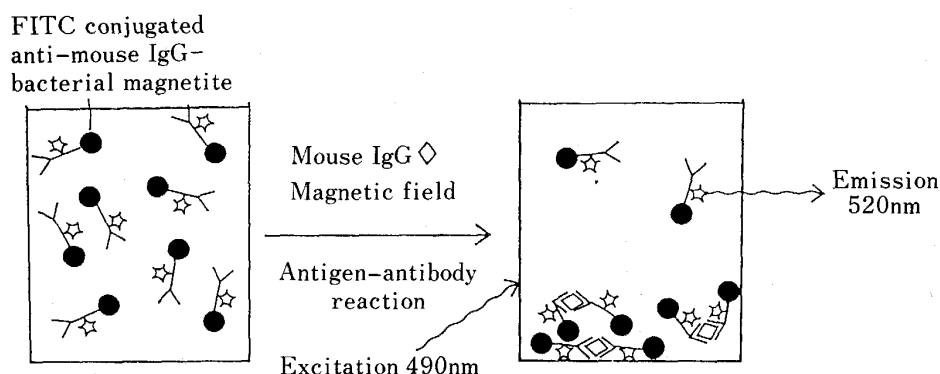
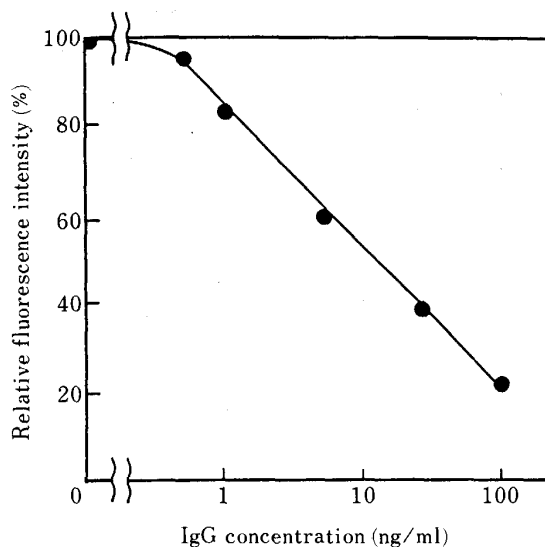


Fig. 3. Schematic diagram of the detection of mouse IgG using FITC-anti IgG antibody-bacterial magnetic particle conjugates.

4 倍の 236 $\mu\text{g}/\text{mg}$ Particles であった。これは磁性細菌粒子が周囲を一様に有機薄膜によって覆われているからであり、抗原抗体反応を利用して凝集性を調べるフルオロイムノアッセイにとって非常に有効な固定化担体となることが明らかになった。そこで、測定条件の検討として、抗原抗体反応に基づく磁気微粒子凝集反応への外部磁場の効果を調べた。抗体固定化磁気微粒子 100 μg と 100 ng/ml のマウス IgG 100 μl を混合し、反応させた。外部磁場をかけずに反応を行うと抗原抗体反応に基づく凝集反応の進行が遅く、45 min 後においても相対蛍光強度は初期の 50% までしか減少しなかった。これに対し、反応時外部より Sm-Co 磁石で磁場をかけ、磁気微粒子を凝集させると、明らかに抗原抗体反応に基づく特異的な凝集反応が促進された。相対蛍光強度は 5 min 後に 50%、15 min 後にはほぼ 20% までに減少し、定常に達した。以上のように、抗原抗体反応時、外部磁場で磁気微粒子を凝集させると、反応時間を 15 min 以内に短縮する効果のあること、また、特異的な反応による蛍光強度の減少を明確にすることが可能であった。さらに蛍光測定時、非特異的な磁気微粒子凝集による蛍光強度の減少値と、抗原抗体反応に基づく凝集による蛍光強度の減少値の差を明確にするために、緩衝液中のゼラチン濃度について検討を行った。ゼラチン濃度が低いと磁気微粒子の沈降が起こり、またゼラチン濃度が高すぎると逆に沈降しにくく、抗原抗体反応による蛍光強度の差を明確にすることができなかった。そこで緩衝液中のゼラチン濃度を 1% に設定し、測定を行った。測定は蛍光強度が安定する 15 min 後の値で評価した。このようにして得られた条件をもとにマウス IgG 濃度と相対蛍光強度の関係を調べた。まず、FITC 標識抗マウス IgG 抗体固定化人工磁気微粒子 100 μg と種々の濃度のマウス IgG、ヒトアルブミン、マウス IgE を混合し、37°C、15 min 反応後、蛍光強度を測定した。マウス IgG が 1 ng/ml 以上になると、相対蛍光強度は減少し始め、50 ng/ml では 20% にまで低下した。これに対してヒトアルブミン、マウス IgE では抗原抗体反応が起こらないため、まったく相対蛍光強度の減少が見られなかった。このように、蛍光物質標識抗体固定化磁気微粒子を用いることで、選択的な抗原の測定が可能であった。そこで次に磁性細菌粒子を用いて同様な実験を行った (Fig. 4)。マウス IgG の濃度を変化させると 0.5~100 ng/ml の範囲で相対蛍光強度が直線的に減少し、この範囲においてマウス IgG 濃度の測定が可能であり、人工磁気微粒子を用いた場合よりも高感度であった¹⁶⁾。

4.3 血球への磁性細菌粒子の導入

ポリエチレングリコールを用いる細胞融合法で磁性細菌粒子を赤血球へ導入することを試みた。まず、走磁性細菌をショ糖の等張液に懸濁させ、リゾチームを加えてまわりの細胞壁を除き、スフェロプラスト化する。この



Temperature : 37°C pH : 8.3 Incubation time : 15 min
Magnetic particles : 100 μg

Fig. 4. Calibration curve of mouse IgG using FITC conjugated anti-mouse IgG immobilized on bacterial magnetic particles.



Photo. 2. Transmission electron micrograph of a monocyte that had ingested magnetotactic bacteria.

スフェロプラスト化した走磁性細菌と赤血球を混合し、ポリエチレングリコールを添加して細胞融合を行った。この方法を用いて約 20% の赤血球に磁性細菌粒子が導入でき、さらに Sm-Co 磁石で誘導可能となった¹⁸⁾。

マクロファージや顆粒球などの食作用を持つ白血球には、そのまま走磁性細菌を取り込ませることで磁性細菌粒子を導入できる。あらかじめ分離した白血球と走磁性細菌を混合すると、食作用を有するマクロファージや顆粒球は、次々と走磁性細菌を取り込む。最終的には 100% に近い食細胞が走磁性細菌を取り込んだ (Photo. 2)。これを Sm-Co 磁石を用いて磁気分離すると、マクロファージや顆粒球を含まないリンパ球の回収率は 89%

となり、食細胞の混入率は0.8%以下であった。これは、カルボニル鉄（回収率61%、混入率9.0%）や鉄-アルブミンミクロスフェア（回収率50%、混入率11.0%）と比べても非常に高い値であった。磁気微粒子を導入したマクロファージや顆粒球は、赤血球と同様に磁気誘導可能であった¹⁹⁾。

4.4 マイクロ磁気センサー

走磁性細菌は地磁気を感知して磁力線の方角を認識することができる。この性質をうまく利用するとマイクロ磁気センサーとして応用することが可能となる。これまでガウスメーター、SQUID磁束計などにより、測定物質全体としてこの磁化の強さや方角を測ることはできたが、多数の磁性体で構成されているような物質の場合、それぞれの磁性体の磁気的性質を調べることは不可能であった。古地磁気学、地球物理学の分野においては、堆積中の生成過程を知るうえで岩石中に分布している磁性物質の磁極、磁力線の方角などを測定することは非常に重要である。そこで走磁性細菌をマイクロ磁気センサーへ応用することが考えられた。走磁性細菌には磁極のS極を認識してそれに向かって泳ぐ北指向性の菌とN極に向かって泳ぐ南指向性の菌が存在しており、さらに磁場の強い方角に向かう性質がある。細菌の走磁性を利用すると磁性体が複雑に分布している粒子でも、その一つ一つの磁極・磁化の強さ、磁力線の方角を測定することが可能となり、粒子から新しい情報を引き出すことができる。筆者らは、国立極地研究所と共同でセント・セベリン（St. Severin）隕石の生成過程を調べるために走磁性細菌を使って隕石中の磁気微粒子の分布、磁極、粒子からの磁力線の方角の測定を行った。その結果、ビクター図形法よりも高感度な検出が可能になった。また、磁性物質の保持力、残留磁化も外部から磁場を与え、走磁性細菌の動きを制御することにより、その値を知ることが可能であった²⁰⁾。

5. おわりに

微生物由来の磁気微粒子に関する研究は、これまでに30年近く行われているが、磁気微粒子の生成機構などの問題が未解決のまま残されている。有機薄膜で覆われ

ている微生物由来の磁気微粒子は、その形状や特性からドラッグデリバリーシステムの際の酵素・抗体固定化担体としての応用やセンサー素子、記録素子への応用が期待されており、研究の進展が望まれている。

文 献

- 1) H. A. LOWENSTAM: Geol. Soc. Am. Bull., **73** (1962), p. 435
- 2) R. P. BLAKEMORE: Science, **190** (1975), p. 377
- 3) J. L. KIRSCHVINK and J. L. GOULD: Biosystems, **13** (1981), p. 181
- 4) J. L. KIRSCHVINK and M. M. WALKER: Springer Proc. Physics, Vol. 11 (1986), p. 180 [Springer]
- 5) S. MANN, N. H. C. SPARKS, M. M. WALKER and J. L. KIRSCHVINK: J. Exp. Biol., **140** (1988), p. 35
- 6) M. M. WALKER, T. P. QUINN, J. L. KIRSCHVINK and C. GROOT: J. Exp. Biol., **140** (1988), p. 51
- 7) J. L. KIRSCHVINK and A. K. KIRSCHVINK: Am. Zool., 印刷中
- 8) J. F. STOLZ, S.-B. R. CHANG and J. L. KIRSCHVINK: Nature, **321** (1986), p. 849
- 9) F. F. TORRES de ARAUJO, M. A. PIRES, R. B. FRANKEL and C. E. M. BICUDO: Biophys. J., **50** (1986), p. 375
- 10) D. R. LOVLEY, J. F. STOLZ, G. L. NORD, Jr. and E. J. P. PHILLIPS: Nature, **330** (1987), p. 252
- 11) R. P. BLAKEMORE, D. MARATEA and R. S. WOLFE: J. Bacteriol., **140** (1979), p. 720
- 12) T. T. MOENCH and W. A. KONETZKA: Arch. Microbiol., **119** (1978), p. 203
- 13) D. A. BAZYLINSKI, R. B. FRANKEL and H. W. JANNASCH: Nature, **334** (1988), p. 513
- 14) K. M. TOWE and T. T. MOENCH: Earth Planet. Sci. Lett., **52** (1987), p. 213
- 15) T. MATSUDA, J. ENDO, N. OSAKABE and A. TONOMURA: Nature, **302** (1983), p. 411
- 16) N. NAKAMURA, K. HASHIMOTO and T. MATSUNAGA: Anal. Chem., **63** (1991), p. 268
- 17) T. MATSUNAGA and S. KAMIYA: Appl. Microbiol. Biotechnol., **26** (1987), p. 328
- 18) T. MATSUNAGA and S. KAMIYA: Biomagnetism '87, ed. by K. ATSUMI, M. KOTANI, S. UENO, T. KATILA and S. J. WILLIAMSON (1988), p. 410 [Tokyo Denki Univ. Press, Tokyo]
- 19) T. MATSUNAGA, K. HASHIMOTO, N. NAKAMURA, K. NAKAMURA and S. HASHIMOTO: Appl. Microbiol. Biotechnol., **31** (1989), p. 401
- 20) M. FUNAKI, H. SAKAI and T. MATSUNAGA: J. Geomagn. Geoelectr., **41** (1989), p. 77