

## 미생물 세포표면의 소수성과 이용

박 신 혜 · 이 홍 금  
한국해양연구원 미생물연구실  
(접수 : 2001. 4. 26., 게재승인 : 2001. 6. 25.)

## Hydrophobicity of Microbial Cell Surface and its Applications

Shin Hye Park and Hong Kum Lee†  
Microbiology Laboratory, Korea Ocean Research & Development Institute, P. O. Box 29, Ansan 425-600, Korea  
(Received : 2001. 4. 26., Accepted : 2001. 6. 25.)

The hydrophobicity of the microbial cell surface is responsible for the various interactions between microorganisms and different surfaces, and results in the flocculation of microbial cells, their adhesion to liquid or solid materials, and the floatation of microorganisms at the air-water interface. Accordingly, cell surface hydrophobicity is important not only in medicine but in other areas of biotechnology. This article reviews the role of cell surface hydrophobicity and its applications.

**Key Words** : hydrophobicity, microbial cell surface, adhesion, demulsification, floatation, flocculation

### 서 론

전하를 띠거나 극성을 나타내는 용매나 물질은 물에 쉽게 용해되어 친수성을 나타내고, 물에 용해되지 않는 비극성 물질은 소수성을 나타낸다. Ben-Naim은 소수성을 불규칙적으로 떨어진 두 용질이 용매 (물) 내에서 서로 결합하는 과정으로 정의하였다(1). 표면 사이에서 일어나는 소수성 결합은 물 자체의 특이한 성질때문에 일어나게 된다. 물에 잠겨있는 비극성 부분은 물에 싸여 있게 되는데 비극성 부분을 덮고 있는 이 물 분자는 자유롭게 수소결합을 할 수 없어 수용액의 다른 물 분자보다 높은 에너지 단계에 있게 된다. 두 비극성 부분이 서로 만나면 부자연한 물 분자가 수용액으로 밀려나와 자유롭게 되고 다른 물 분자와 반응하게 된다. 이러한 과정은 열역학적 측면에서 에너지상으로 유리한 과정으로 엔트로피가 증가한다. 즉, 용매인 물의 무질서가 증가한다(1). 따라서, 물질의 비극성 정도에 따라 상대적으로 물에 용해되는 정도가 달라지고, 물 또는 다른 용액에 혹은 두 층의 사이에 분포하게 된다.

Figure 1에서 보는 바와 같이, 미생물의 세포 표면에는 양전하나 음전하를 띤 물질과, 소수성, 친수성, 혹은 양극성의 다양한 물리적 성질의 물질이 모자이크 형태로 존재한다. 이

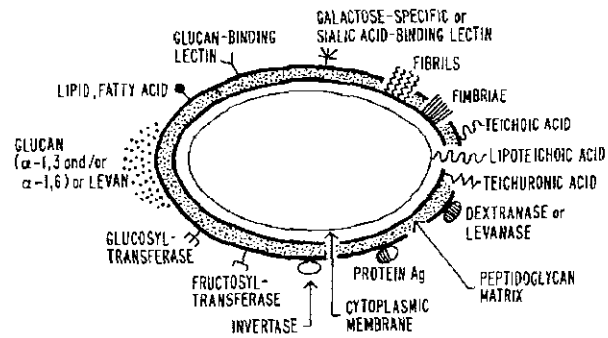


Figure 1. Structure of cell surface of an oral *Streptococcus* (82)

러한 다양한 성질의 조합으로 인하여 미생물 세포표면은 전체적으로 소수성 또는 친수성의 성질을 나타내게 된다(2).

세포표면의 소수성에 대한 연구는 1924년 Mudd와 Mudd에 의한 기름과 물의 계면에서 세균의 분포에 관한 연구로 시작되었다(3). Table 1에서 보듯이 세포 표면이 소수성을 나타내는 미생물은 다양하다. 미생물의 세포표면 소수성은 플라스틱이나 콘택트 렌즈, 체내 보철 기구에 부착(4-7), 육류 세포에 부착(8,9), 식물 조직에 부착(10-12), 병원성 세균의 부착(13-18) 등의 다양한 부착 현상 및 병원성 미생물의 독성과 혈구 응집 현상(19-23), 숙주세포의 방어(24-26) 등의 다양한 현상들과 연관되어 연구되었다.

본 총설에서는 세포표면의 소수성 측정 방법, 세포 표면의 소수성에 관여하는 물질, 세포 표면의 소수성과 관계된 특성과 세포 표면 소수성의 이용을 간략히 소개하고자 한다.

†Corresponding Author : Microbiology Laboratory, Korea Ocean Research & Development Institute, P. O. Box 29, Ansan 425-600, Korea.

Tel : +82-31-400-6241, Fax : +82-31-406-2495

E-mail : hkleee@kordi.re.kr.

Table I. Microorganisms of hydrophobic cell surfaces

Microorganisms	Characteristics	References
<i>Aeromonas salmonicida</i>	Pathogen in fish	38
<i>Candida albicans</i>	Adhesion to acrylic surfaces; Adhesion to epithelial cells	7, 14, 61, 63, 64
<i>Corynebacterium diphtheriae</i>	Pathogen	74
<i>Corynebacterium petrophilum</i>	De-emulsification	73
<i>Escherichia coli</i>	Enterotoxigen	18
<i>Halomonas elongata</i>	Halotolerant	46
<i>Mycoplasma hypneumonia</i>	Pathogen	62
<i>Nocardia amarae</i>	Production of surface-active compounds; De-emulsification	70-72
<i>Rhizobium leguminosarum</i>	Adhesion to plants	11
<i>Salmonella typhimurium</i>	Pathosen	75
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	Formation of flocks	68
<i>Serratia marcescens</i>	Fish pathosen	13, 39
<i>Staphylococcus aureus</i>	Adhesion to inserted catheters; Adhesion to epithelial cells	17, 54
<i>Staphylococcus epidermis</i>	Adhesion to intraocular lenses	4
<i>Staphylococcus saprophyticus</i>	Virulece in urinary tract	15
<i>Streptococcus mutans</i>	Adhesion to hydroxylapatite	5
<i>Streptococcus pyogenes</i>	Oral bacterium	36
<i>Streptococcus sanguis</i>	Oral bacterium; Adhesion to saliva-coated hydroxylapatite ; Adhesion to pellicle	6, 76, 77
<i>Streptococcus salivarius</i>	Oral bacterium; Adhesion to saliva-coated hydroxylapatite	77, 78
<i>Streptomyces sp. AA8321</i>	Isolate from the Antarctic; Ability of de-emulsification	52
<i>Vibrio cholerae</i>	Pathogen	16

#### 세포표면 소수성의 측정방법

세포표면의 소수성을 측정하기 위해 주로 사용되는 방법은 다음과 같다. 세포표면의 전체 소수성을 측정하는 방법으로 접상각 측정법 (Contact angle measurement, CAM)이 있다. 부착능으로 소수성을 측정하는 방법으로 미생물의 탄화수소에 부착 측정법 (Microbial adhesion to hydrocarbons, MATH)과 소수성 결합 크로마토그래피(Hydrophobic interaction chromatography, HIC)가 있다. 전체 소수성과 흡착능 측정방법 카테고리 사이의 방법으로는 염에 의한 미생물의 밀집 측정법 (Salt aggregation test, SAT)을 들 수 있다.

CAM은 van Oss와 Gillman (27)에 의해 제안된 방법으로 고형물 표면의 자유 에너지를 측정하는 방법이다. 미생물을 여과하거나 고형화 된 agar 위에 미생물을 깔아 만든 미생물 층의 수분을 건조시킨 후 그 위에 물을 떨어뜨려서 형성된 물방울의 접상각의 변화를 측정한다. 이론적으로 이 방법은 미생물 세포 표면의 전체적인 소수성의 값을 구할 수 있지만, 실제로 미생물의 층을 고르게 만들기 어려운 단점이 있다.

MATH는 *Acinetobacter calcoaceticus* Rag-1 이 기름에서 증식하는 동안의 부착을 연구하기 위해 고안된 방법으로, 액상의 탄화수소에 소수성 표면이 부착하는 정도를 측정한다 (28-29). 세포 현탁액을 n-hexadecane, n-octane 또는 xylene 등의 탄화수소와 일정시간 섞어 준 후, 층이 분리되면 수용액의 탁도 감소를 측정한다. 일반적으로 urea, magnesium sulfate, phosphate 완충 용액은 이 측정법에 영향을 미치지 않는 반면(13), polyethylene glycol은 streptococci 균이 탄화수소에 부착하는 정도를 저하시키고(30), ammonium sulfate에 의해서는 *Escherichia coli*의 부착이 증가한다(31).

HIC는 본래 단백질 정제를 위해 고안되었으나 (32), Smyth

등(33)에 의해 세균의 소수성을 측정하는데 이용되었다. 페닐기나 옥틸기가 공유결합된 sepharose를 작은 컬럼에 충전하여 세포 현탁액을 점적한 후, 용출액의 탁도를 원시료의 탁도와 비교하여 탁도의 변화로 소수성을 측정한다.

SAT은 ammonium sulfate와 같은 salting-out 물질의 농도 증가로 미생물이 밀집하는 정도를 측정하는 방법으로 Lindahl 등(34)에 의해 시도되었다. 이 방법은 소수성을 순서대로 나열하는 방법으로 정량적으로 소수성을 표시할 수 없는 단점이 있다.

#### 세포 표면의 소수성에 관여하는 물질

Rosenberg와 Kjelleberg(35)는 세포표면에 노출되어 미생물의 소수성에 직접적으로 관여하는 물질을 hydrophobin으로 정의하였다. Table 2에서 보는 바와 같이 세포표면의 소수성에 직접적으로 관여하는 물질은 다양하다. 세포표면의 소수성에 관련된 물질에 대해서 확실히 밝혀진 경우는 매우 드물고, 다양한 효소를 이용하여 세포표면의 소수성이 상실되는 현상으로부터 물질을 추측하는 경우가 대부분이다.

Streptococci 중 A 항원형을 가진 streptococci A group의 경우 세포표면에 존재하는 lipoteichoic acid (LTA)는 비극성의 polyglycerophosphate와 음전하를 띠는 diglycosylphosphate (DGP)가 공유결합한 양극성의 물질이다 (Figure 2). LTA의 DGP는 세포표면 단백질 M의 양전하를 띠는 아미노산과 이온결합을 하고, 그 결과 LTA의 지질부분이 세포외부로 돌출하게 되어 streptococci A group의 세포표면이 소수성을 띠게 된다 (36,37).

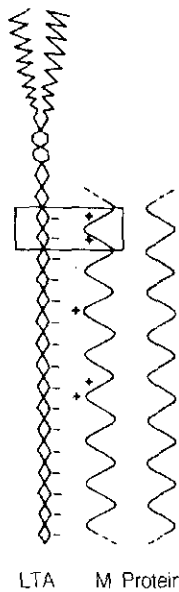
어류의 병원성균인 *Aeromonas salmonicida*는 소수성과 비극성 아미노산으로 주로 구성된 단백질 A가 세포표면의 대

**Table 2.** Major compounds involved in the hydrophobicity of the cell surfaces

Microorganisms	Hydrophobins	References
<i>Aeromonas salmonicida</i>	Protein A	38
<i>Bacillus brevis</i>	Gramicidin S	50
<i>Candida albicans</i>	Protein	26, 40
<i>Rhizobium leguminosarum</i>	Lipopolysaccharide	11
<i>Rhodococcus sp.</i>	Rhamnose-rich polysaccharide	79
<i>Salmonella typhimurium</i>	Lipopolysaccharide	75
<i>Serratia marcescens</i> RZ	Serraphobin	39
<i>Streptococcus mutans</i>	Protein PI	75
<i>Streptococcus pyogenes</i>	Lipoteichoic acid	37

**Table 3.** Factors affecting hydrophobicity of microbial cell surfaces

Microorganisms	Hydrophobicity	Effect	References
<i>Bacillus sp.</i>	Increase in endospores	Developmental program	49
<i>Candida albicans</i>	Decrease	Increase of temperature	42
	Increase	Culture time	42
<i>Halomonas elongata</i>	Increase	Presence of NaCl	46
<i>Myxococcus xanthus</i>	Decrease in myxospores	Developmental program	51
<i>Streptomyces calvuligenus</i>	Increase in spores	Developmental program	81
<i>Streptomyces sp.</i>	Increase in spores	Developmental program	52



**Figure 2.** Structure of lipoteichoic acid (LTA) and M protein of *Streptococcus pyogenes* (36)

부분을 차지하는데, 이 단백질이 친수성인 lipopolysaccharide의 O chain을 덮음으로써 세포표면의 소수성이 증가하는 것으로 추측된다(38). *Serratia marcescens* RZ 세포는 탄화수소와 플라스틱에 부착하는데 70 kDa의 단백질이 세포표면의 소수성에 관여한다. 39°C에서 배양하면 이 단백질이 소실되고 세포표면의 소수성이 없어진다(39).

*Candida albicans*의 표면에 소수성을 제공하는 물질은 단백질로 여러 가지 효소 중 protease에 의해서만 세포표면의 소수성이 상실되므로 단백질이 *C. albicans* 세포의 소수성에

직접적으로 관여하며, 이 표면 단백질이 mannosylation 되면서 소수성 단백질이 세포표면으로 노출되는 것으로 보인다(40,41).

**세포표면 소수성의 변화**

미생물 세포표면의 소수성은 배지 성분이나 온도 등의 외부조건에 따라 변한다(Table 3). *C. albicans*는 37°C에서 보다 실온에서 배양할 때 소수성이 증가하며(41,42), 배양온도에 관계없이 액체배양에서 보다 고체 배지에서 배양된 세포가 더욱 소수성을 나타낸다(43). 포도당이 포함된 배지에서 배양된 세포에 비해 galactose에서 자란 *C. albicans* 세포가 현저히 높은 소수성을 나타낸다(14,44). *Corynebacterium glutamicum*은 phosphate가 결여된 배지보다 phosphate가 풍부한 배지에서 더 높은 소수성을 나타내는데, 그 이유는 phosphate가 많은 세포에서 lipoteichoic acid가 많이 생산되기 때문으로 추측된다(37,45). *Halomonas elongata*는 NaCl의 농도가 높을 때와 성장 정제기에 이르렀을 때 세포표면의 소수성이 증가한다(46). 이 세균은 고농도의 NaCl에서 phospholipid의 생산이 증가하는데(47), 이런 현상이 세포표면의 소수성 증가와 관계가 있는 것으로 추측된다. Streptococci의 경우 글리세롤, 아세타이트 혹은 올레인산이 첨가되었을 때 세포표면의 소수성이 증가한다. 올레인산은 lipase의 활성을 억제하는데 lipase 활성의 감소로 세포표면의 지질이 증가하고, 그 결과 소수성이 증가한다(49). 그러나 이 지질이 LTA 혹은 다른 표면 물질의 합성에 미치는 영향은 아직 연구된바 없다.

세포표면의 소수성은 외부영향뿐 아니라 미생물의 성장과정에 따라 변화한다 (Table 3). *Bacillus*의 경우 증식중인 체 세포에 비해 내세포자 (endospore) 표면의 소수성이 높다(49). 이 포자의 표면에는 비극성의 아미노산으로 구성된 gramicidin

S (GS)가 존재하는데 이 GS는 대수기 후기와 정체가 초기에 합성되어 세포 내에 존재하다가 sporangium으로부터 포자가 분리될 때 포자표면에 붙게 된다. *B. brevis*의 경우 이 결과로 포자표면이 소수성을 띠게 된다(50). 그러나 *Mythococcus xanthus*에서 만들어지는 myxospore의 경우는 증식중인 체세포보다 소수성이 감소된 현상을 보이는데, 증식중인 세포가 hexadecan이나 xylene에 부착하는 반면에 myxospore는 hexadecan과 xylene에 부착하지 않는다(51). 남극에서 분리된 *Streptomyces* sp. AA8321 은 고체배양 뿐만 아니라 액체배양에서도 포자를 생산하는데, 액체배양에서는 포자표면의 소수성이 감소한다(52). 이와 유사하게 *Penicillium axalicum*의 고체배지에서 생성된 포자는 액체배양에서 생산된 포자보다 소수성이 더 높게 나타난다(53). 소수성의 *C. albicans* 세포를 새로운 배지에 접종한 경우에 배양초기에는 세포표면이 친수성이지만 정체가 들어서면 소수성으로 바뀐다(42). 성장과정에서의 세포표면의 변화는 미생물에서 종종 나타나며 위에서 보는 바와 같이 소수성 변화의 기작이나 작용은 미생물의 종에 따라 매우 다양하다.

#### 세포표면의 소수성과 부착 특성

미생물은 세포표면의 소수성으로 인하여 고형물질에 부착하는데 이를 통하여 유용한 영양분을 고형물질 표면으로부터 직접적으로 섭취할 수 있거나 또는 새로이 유입되는 영양분을 이용할 수 있을 때까지 부착상태로 생존할 수 있다(54). 또한 세포표면의 소수성 물질은 계면활성제나 유화제로 작용하여 탄화수소 화합물이 포함된 물질을 영양분으로 이용하기 쉽게 하기도 한다(35).

*Staphylococcus aureus*와 coagulase 음성의 *Staphylococcus* 균 (*S. epidermis*와 *S. haemolyticus*)은 눈의 렌즈, 관절의 보철기구, 순환기 이식과 같은 수술후의 염증의 주원인균이며(4, 55-57), *C. albicans*는 플라스틱 보철기구와 요도관에 붙어 증식하면서 감염을 일으키거나 아크릴 의치의 표면에 증식하여 구강염을 일으킨다(7). 이러한 미생물이 체내에 삽입된 소수성의 보철기구 표면에 부착되는 것도 미생물 표면의 소수성에 기인한다(7,17,58).

*Candida* 종, 특히 *C. albicans*는 면역능력이 손상되었거나 약한 환자의 생명을 위협한다(24,26). *Staphylococcus* 속의 미생물은 인간과 동물에 화농성 감염을 일으키며(59), *S. saprophyticus*는 요도에 증식하여 젊은 성인 여성의 요도를 감염시킨다(15). 이러한 병원성 미생물이 숙주 세포에 부착하는 것은 미생물 세포표면의 소수성과 연관이 있다(16,18, 60-63). Figure 3는 소수성 표면의 미생물이 상피세포에 어떻게 부착하는지를 보여준다. 상피세포 표면에 존재하는 fibronectin 단백질의 N말단은 주로 소수성 아미노산으로 구성되어 있으며 disulfide 결합에 의해 다섯 손가락 모양의 구조를 하고있다. Streptococci A group 세포의 표면에 존재하는 소수성 물질 LTA가 이 손가락구조 사이에 결합하면서 이 세균이 상피세포에 부착하게 된다(2). *C. albicans* 도 친수성 세포보다는 소수성의 세포가 다양한 조직에 더 잘 부착한다(41,62,64). 그러나 병원성 세균 표면의 소수성으로 숙주세포에 부착하는 현상을 전적으로 설명할 수는 없다. 미생물과 숙주세포 사이의 특정 부위에서 일어나는 물리화학적 결합은

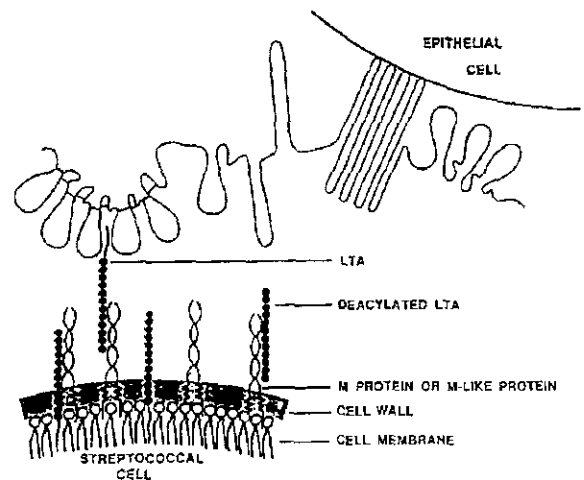


Figure 3. Adhesion of group A streptococci to epithelial cells (26)

매우 복잡하다. 예로 *E. coli* O157:H7의 경우, 세포가 소의 근육 세포에 부착하는 것은 세포 표면의 소수성과 관계는 없는 반면(9), 지방 조직에의 부착과는 상관 관계가 있다(8).

최근에는 최소 저해 농도 (minimum inhibitory concentration, MIC) 이하의 항생제를 소수성의 미생물에 처리하여 소수성에 관여하는 물질의 합성을 저해함으로써, 세포표면의 소수성을 감소시켜 플라스틱 폴리머나 숙주세포에 부착하는 것을 억제하거나(4,65-67) 소수성을 감소시켜 식균작용에 더 민감하도록 유도하는(24,66) 연구가 진행되었다. Ciprofloxacin과 같은 quinolone계 항생물질은 *S. epidermis* 세포표면의 소수성을 감소시켜 콘택트 렌즈에의 부착을 억제하며(4), *Klebsiella pneumoniae* 세포표면의 소수성의 감소를 통해 식균작용에 대한 민감성을 현저히 증가시킨다(66). 구강에 염증을 일으키는 *C. albicans*는 항진균물질인 nystain, 5-fluorocytosine, ketoconazole에 짧은 시간동안 노출되면 소수성이 현저히 감소한다(65). 이러한 결과는 항생물질을 낮은 농도로 처리하여 병원성 세균을 예방하거나 독성을 감소시키는데 이용할 수 있는 가능성을 보여준다(24, 65).

숙주세포나 보철기구에 미생물이 부착하는 현상을 이해하는 것은 미생물에 대한 면역학적 대응이나 부착을 방지하기 위해 우선적으로 요구된다. 미생물 세포 표면의 소수성에 관한 앞으로의 연구는 항생제를 이용하여 미생물 세포의 부착을 방지함으로써 미생물 감염으로부터의 예방 효과를 얻는 한편, 미생물 표면의 물질을 규명하여 새로운 백신 개발 등으로 이어질 것으로 전망된다.

#### Flocculation

미생물이 서로 부착하여 생기는 응집현상(flocculation)은 양조, 폐수처리, biomass 생산, bioconversion 등의 산업적 과정에 중요하다. 발효 중에 생기는 미생물의 flocculation은 *Saccharomyces cerevisiae*에 의한 맥주발효에서 관찰되는데, *S. cerevisiae* 세포의 표면에 많이 존재하는 phosphate group은 발효 중 세포가 고르게 분포하도록 하기 때문에 세포표면의 소수성은 세포의 flocculation을 돕는다(68). 배양조건에 따라 flocculation은 달라지는데, 이러한 flocculation으로 인해

연속배양에서 세포농도를 높게 유지할 수 있으며 회분배양에서 세포를 쉽게 분리할 수 있다.

### 세포의 소수성과 부유현상

미생물 표면과 물/공기 계면 사이의 상호작용으로 미생물이 수용액의 표면에 주로 분포하면서 나타나는 미생물의 부유현상은 세포표면의 높은 소수성에 기인한다(69). 안정화된 거품이 있는 형성되어 있는 배수구에서 분리된 미생물 중에서 *Nocardia amarae*가 다수를 차지하는데, *N. amarae*는 세포 표면에 계면활성물질을 생산하여 수용액상의 표면에 분포하면서 거품을 형성하고 안정화시킨다(70). 이러한 부유현상은 activated sludge에서 매우 안정된 거품을 형성하여 문제를 일으킨다.

### 탈유화

기름-물의 유상액은 기름에 오염된 토양으로부터 기름을 회수하는 과정에서 생기며 오염된 토양의 정화과정에서 유류의 회수나 세척 혹은 분리과정에서 장애요인으로 작용할 뿐만 아니라 유상액을 그대로 방출할 경우 환경을 재오염시키는 역할을 하므로 이의 처리가 유류오염의 정화에 있어서 매우 중요하다고 할 수 있다. 유상액을 기름과 물로 재분리하여 분리된 기름을 회수하는 탈유화 방법은 비용면이나 자원 재활용면에서 매우 긍정적이라 할 수 있다. 그러나, 현재 합성 탈유화제를 사용하고 있는 유수분리 장치는 점성이 높은 유류에 대하여는 별 효과가 없을 뿐만 아니라 처리 후 2차 오염문제가 발생될 소지가 있다. 따라서 생물 탈유화제의 경우는 환경친화적이고 개발여하에 따라 경제적으로 경쟁력이 있을 것으로 기대되고 있다(52).

미생물을 이용하여 기름-물의 유상액을 분리하여 기름을 회수하고자 하는 시도가 *Streptomyces* sp.의 포자(52), *N. amarae*(71,72), *Corynebacterium petrophilum*(73)를 통해 이루어졌다. *N. amarae* 세포(72)와 고체배지에서 생산된 *Streptomyces* sp.(52) 포자는 배양시간이 증가함에 따라 세포 또는 표면의 소수성이 증가하고 유상액에 대한 탈유화능이 증가한다. 또한 탈유화 정도는 첨가된 세포수에 비례하여 증가한다(52,73). 이러한 결과는 *N. amarae*, *C. petrophilum* 와 *Streptomyces* sp.의 유상액에 대한 탈유화능이 세포나 포자 표면의 소수성에 기인한다는 것을 나타낸다. 탈유화를 위한 다양한 물리적, 화학적 방법이 있으나(52), 미생물을 이용한 탈유화는 낮은 투자비용과 높은 안정성, 그리고 환경 친화적 방법이란 면에서 앞으로 높은 이용가능성을 갖고있다.

### 요 약

미생물 세포표면의 소수성은 다른 미생물과의 flocculation, 액상이나 고형물질에 부착하거나 수용액에서의 부유현상(floatation)과 같이 미생물과 다양한 물질사이의 표면 반응에 관여한다. 이러한 점에서 미생물 세포의 소수성은 의학분야 뿐만 아니라 생물공학의 다양한 분야에서 중요한 의미를 갖는다. 이 총설에서는 미생물 세포표면의 소수성과 관련된 특성, 물질, 그리고 세포표면의 소수성을 이용한 예를 중점적으로 기술하였다.

### REFERENCES

1. Duncan-Hewitt, W. C. (1990), Nature of hydrophobic effect, Microbial cell surface hydrophobicity (R. J. Doyle and M. Rosenberg, eds.), pp.39-73, American Society for Microbiology, Washington, D.C.
2. Courtney, H. S., D. L. Hasty, and I. Ofek (1990), Hydrophobicity of group A streptococci and its relationship to adhesion of streptococci to host cells, Microbial cell surface hydrophobicity (R. J. Doyle and M. Rosenberg, eds.), pp. 361-386, American Society for Microbiology, Washington, D.C.
3. Rosenberg, M. and R. J. Doyle (1990), Microbial cell surface hydrophobicity: history, measurement, and significance, Microbial cell surface hydrophobicity (R. J. Doyle and M. Rosenberg, eds.), pp. 1-37, American Society for Microbiology, Washington, D.C.
4. Kadry, A. A., A. Tawafik, A. A. Abu El-Asrar, and A. M. Shibi (1999), Reduction of mucoid *Staphylococcus epidermidis* adherence to intraocular lenses by selected antimicrobial agents. *Chemotherapy* **45**, 56-60.
5. Liljemark, W. F. and S. V. Schauer (1975), Studies on the bacterial components which bind *Streptococcus sanguis* and *Streptococcus mutants* to hydroxylapatite. *Arch. Oral Bio.* **20**, 609-615.
6. Nesbitt, W. E., R. J. Doyle, and K. G. Taylor (1982), Hydrophobic interactions and the adherence of *Streptococcus sanguis* to hydroxylapatite. *Infect. Immun.* **38**, 637-644.
7. Radford, D. R., S. J. Challacombe, and J. D. Walter (1999), Denture plaque and adherence of *Candida albicans* to denture-base materials in vivo and in vitro. *Crit. Rev. Oral Biol. Med.* **10**, 99-116.
8. Dickson, J. S. and M. Koochmarai (1989), Cell surface charge characteristics and their relationship to bacterial attachment to meat surfaces. *Appl. Environ. Microbiol.* **55**, 832-836.
9. Li, J. and L. A. McLandsborough (1999), The effects of the surface charge and hydrophobicity of *Escherichia coli* on its adhesion to beef muscle. *Int. J. Food Microbiol.* **53**,185-193.
10. de Maagd, R. A., A. S. Rao, I. H. M. Mulders, L. Goosen-de Roo, M. C. M. van Loosdrecht, C. A. Wijffelman, and G. J. J. Lautenberg (1989), Isolation and characterization of mutants of *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* 248 with altered lipopolysaccharides: possible role of surface charge or hydrophobicity in bacterial release from infection thread. *J. Bacteriol.* **171**, 1143-1150.
11. Kannenberg, E. L. and R. W. Carlson (2001), Lipid A and O-chain modification cause *Rhizobium* lipopolysaccharides to become hydrophobic during bacteroid development. *Mol. Microbiol.* **39**, 379-392.
12. Vesper, S. J., N. S. A. Maikl, and W. D. Bauer (1987), Transposon mutants of *Bradyrhizobium japonicum* altered in attachment to host roots. *Appl. Environ. Microbiol.* **53**, 1959-1961.
13. Bar-Ness, R., N. Avrahamy, T. Matsuyama, and M. Rosenberg (1988), Increased cell surface hydrophobicity of a *Serratia marcescens* NS 38 mutant lacking wetting activity. *J. Bacteriol.* **170**, 4361-4364.
14. Ener, B. and L. J. Douglas (1992), Correlation between cell-surface hydrophobicity of *Candida albicans* and

- adhesion to buccal epithelial cells. *FEMS Microbiol. Lett.* **78**, 37-42.
15. Hovelius, B. and P. A. Mrdh (1984), *Staphylococcus saprophyticus* as a common cause of urinary tract infections. *Rev. Infect. Dis.* **6**, 328-337.
  16. Kabir, S. and S. Ali (1983), Characterization of surface properties of *Vibrio cholerae*. *Infect. Immun.* **14**, 232-239.
  17. Maxe, I., C. Rydn, T. Watstrm, and K. Rubin (1986), Specific attachment of *Staphylococcus aureus* to immobilized fibromectin. *Infect. Immun.* **54**, 695-704.
  18. McConell, M. M., P. Mullany, and B. Rowe (1987), A comparison of the surface hydrophobicity of enterotoxigenic *Escherichia coli* of human origin producing different adhesion factors. *FEMS Microbiol. Lett.* **42**, 59-62.
  19. Bruno, D. W. (1988), The relationship between auto-agglutination, cell surface hydrophobicity and virulence of the fish pathogen *Reibacterium salmonarum*. *FEMS Microbiol. Lett.* **51**, 135-140.
  20. Daly, J. G. and R. M. W. Stevenson (1987), Hydrophobic and haemagglutinating properties of *Renibacterium salmoninarum*. *J. Gen. Microbiol.* **133**, 3375-3580.
  21. Martin, M. A., M. A. Pfaller, R. M. Massanari, and R. P. Wenzel (1989), Use of cellular hydrophobicity, slime production, and species identification markers for the clinical significance of coagulase-negative staphylococcal isolates. *Am. J. Infect. Contro.* **17**, 130-135.
  22. Parment, P. A., C. Svanborg-Ede'n, M. J. Chaknis, A. D. Swant, L. Hagberg, L. A. Wilson, and D. G. Ahearn (1992), Hemagglutination (fimbriae) and hydrophobicity on adherence of *Serratia marcescens* to urinary tract epithelium and contact lenses. *Curr. Microbiol.* **25**, 113-118.
  23. Schiemann, D. A. and P. J. Swanz (1985), Epithelial cell association and hydrophobicity of *Yersinia enterocolitica* and related species. *J. Med. Microbiol.* **19**, 309-315.
  24. Hazen, K. C., G. Mandell E. Coleman, and G. Wu (2000), Influence of fluconazole at subinhibitory concentrations on cell surface hydrophobicity and phagocytosis of *Candida albicans*. *FEMS Microbiol. Lett.* **183**, 89-94.
  25. Galdiero, E., A. Marcatilli, G. Donnarumma, L. de Martino, and G. Clipollaro de L'Ero (1993), Correlation between changes in surface hydrophobicity and interaction of *Streptococcus pyogenes* with human polymorphonuclear leukocytes after prolonged starvation in sea water. *Res. Microbiol.* **144**, 609-616.
  26. Hazen, K. C., J. G. Lay, B. W. Hazen, R. C. Fu, and S. Murthy (1990), Partial biochemical characterization of cell surface hydrophobicity and hydrophilicity of *Candida albicans*. *Infect. Immun.* **58**, 3469-3476.
  27. van Oss, C. J. and C. F. Gillman (1972), Phagocytosis as a surface phenomenon. I. Contact angles and phagocytosis of non-opsonized bacteria. *Res. J. Reticuloendithel. Soc.* **12**, 283-292.
  28. Rosenberg, M., D. Gutnick, and E. Rosenberg (1980), Adherence of bacteria to hydrocarbons: a simple method for measuring cell-surface hydrophobicity. *FEMS Microbiol. Lett.* **9**, 9-33.
  29. Rosenberg, M. and E. Rosenberg (1981), Role of adherence on growth of *Acinetobacter calcoaceticus* on hexadecane. *J. Bacteriol.* **148**, 51-57.
  30. Hogg, S. D. and J. E. Manning (1987), The hydrophobicity of 'viridans' streptococci isolated from the human mouth. *J. Appl. Bacteriol.* **63**, 311-318.
  31. Rosenberg, M. (1984), Ammonium sulfate enhances adherence of *Escherichia coli* J-5 to hydrocarbon and polystyrene. *FEMS Microbiol. Lett.* **25**, 41-45.
  32. Hjertn, S., J. Rosenbergen, and S. Pahlman (1974), Hydrophobic interaction chromatography. The synthesis and the use of some alkyl and aryl derivatives of agarose. *J. Chromatogr.* **101**, 281-288.
  33. Smyth, C. J., P. Jonsson, E. Olsson, O. Sderlind, R. Rosengren, S. Hjertn, and T. Wadstrm (1978), Difference in hydrophobic surface characteristics of porcine enteropathogenic *Escherichia coli* with or without K88 antigen as revealed by hydrophobic interaction chromatography. *Infect. Immun.* **22**, 462-472.
  34. Lindahl, M., A. Faris, T. Wadstrm, and S. Hjertn (1981), A new test based on 'salting out' to measure relative surface hydrophobicity of bacterial cells. *Biochim. Biophys. Acta* **677**, 471-476.
  35. Rosenberg, M. and S. Kjelleberg (1989), Hydrophobic interactions: role in bacterial adhesion. *Adv. Microb. Ecol.* **1**, 353-393.
  36. Ofek, I., E. W. A. Simpson, and E. H. Beachey (1982), Formation of molecular complexes between a structurally defined M protein and acylated or deacylated lipoteichoic acid of *Streptococcus pyogenes*. *J. Bacteriol.* **149**, 426-433.
  37. Mürner, H., G. Hansson, and G. Kronvall (1983), Lipoteichoic acid is the major cell wall component responsible for surface hydrophobicity of group A streptococci. *Infect. Immun.* **39**, 336-343.
  38. Trust, T. J., W. W. Kay, and E. E. Ishiguro (1983), Cell surface hydrophobicity and macrophage association of *Aeromonas salmonicida*. *Curr. Microbiol.* **9**, 315-318.
  39. Bar-Ness, R. and M. Rosenberg (1989), Putative role of a 70 kDa outer-surface protein in promoting cell-surface hydrophobicity of *Serratia marcescens* RZ. *J. Gen. Microbiol.* **135**, 2277-2281.
  40. Hazen, K. C. and B. W. Hazen (1993), Surface hydrophobic and hydrophilic protein alternations in *Candida albicans*. *FEMS Microbiol. Lett.* **107**, 83-87.
  41. Masuoka, J. and K. C. Hazen (1997), Cell wall protein mannosylation determines *Candida albicans* cell surface hydrophobicity. *Microbiol.* **143**, 3015-3021.
  42. Hazen, K. C., B. J. Plotkin, and D. M. Klimas (1986), Influence of growth conditions on cell surface hydrophobicity of *Candida albicans* and *Candida glabrata*. *Infect. Immun.* **54**, 269-271.
  43. Kennedy, M. J. and R. L. Sandin (1988), Influence of growth conditions on *Candida albicans* adhesion, hydrophobicity, and cell wall ultrastructure. *J. Med. Vet. Mycol.* **26**, 79-92.
  44. Hobden, C., C. Teevan, L. Jones, and P. O'Shea (1995), Hydrophobic properties of the cell surface of *Candida albicans*: a role in aggregation. *Microbiol.* **141**, 1875-1887.
  45. Buchs, J. M. N. Mozes, C. Wandry, and P. G. Rouxhet (1988), Cell adsorption control by culture conditions. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* **29**, 119-128.
  46. Hart, D. J. and R. H. Vreeland (1988), Changes in the hydrophobic-hydrophilic cell surface character of *Halomonas elongata* in response to NaCl. *J. Bacteriol.* **170**, 132-135.
  47. Vreeland, R. H., R. Anderson, and R. G. E. Murry (1984), Cell wall and phospholipid composition and their contribution to the salt tolerance of *Halomonas elongata*. *J. Bacteriol.* **160**, 879-883.

48. Hill, M. J., A. M. James, and W. R. Maxted (1963), Some physical investigations of the behaviour of bacterial surfaces. X. The occurrence of lipid in the streptococcal cell wall. *Biochim. Biophys. Acta* **75**, 414-424.
49. Doyle, R. J., F. Nedjat-Haiem, and J. S. Singh (1984), Hydrophobic characteristics of *Bacillus* spores. *Curr. Microbiol.* **10**, 329-332.
50. Piret, J. M. and A. L. Demain (1983), Sporulation and spore properties of *Bacillus brevis* and its gramicidin S-negative mutants. *J. Gen. Microbiol.* **129**, 1309-1319.
51. Kupfer, D. and D. R. Zusman (1984), Changes in cell surface hydrophobicity of *Myxococcus xanthus* are correlated with sporulation-regulated events in the developmental program. *J. Bacteriol.* **159**, 776-779.
52. Park, S. H., J.-H. Lee, S.-H. Ko, D.-S. Lee, and H. K. Lee (2000), Demulsification of oil-in-water emulsions by aerial spores of a *Streptomyces* sp. *Biotechnol. Lett.* **22**, 1389-1359.
53. Pascula, S., A. De Cal, N. Magan, and P. Melgarejo (2000), Surface hydrophobicity, viability and in biological control of *Penicillium oxalicum* spores produced in aerial and submerged culture. *J. Appl. Microbiol.* **89**, 847-853.
54. Hoch, H. C. and R. C. Staples (1987), Structural and chemical changes among the rust fungi during appressorium development. *Annu. Rev. Phytopathol.* **25**, 231-247.
55. Vaudaux, P., D. Pittet, A. Haeberli, E. Huggler, U. E. Nydegger, D. P. Lew, and F. A. Waldvogel (1989), Host factors selectively increase staphylococcal adherence on inserted catheters: a role for fibronectin and fibrinogen or fibrin. *J. Infect. Dis.* **160**, 865-875.
56. Charistensen, G. D., L. M. Baddour, L. D. Hasty, J. H. Lowrance, and W. A. Simpson (1989), Microbial and foreign body factors in the pathogenesis of medical device infections, *Infections associated with indwelling medical devices* (A. L. Bisno, and F. A. Waldvogel, eds.), pp.27-59, American Society for Microbiology, Washington, D. C.
57. Jacques, M., T. J. Marrie, and J. W. Costerton (1986), In vitro quantitative adherence of microorganisms to intrauterine contraceptive devices. *Curr. Microbiol.* **13**, 133-137.
58. Klotz, S. A. (1989), Surface-active properties of *Candida albicans*. *Appl. Environ. Microbiol.* **55**, 2119-2122.
59. Geramell, C. G. (1986), Coagulase-negative staphylococci. *J. Med. Microbiol.* **22**, 285-295.
60. Pruul, H., C. S. Goodwin, P. J. McDonald, G. Lewis, and D. Pankhurst (1990), Hydrophobic characterization of *Helicobacter (Campylobacter) pylori*. *J. Med. Microbiol.* **32**, 93-100.
61. Segal, E. (1987), Pathogenesis of human mycoses: role of adhesion to host surfaces. *Microbiol. Sci.* **4**, 344-347.
62. Sobel, J. D., P. G. Kaye, and M. E. Levisen (1981), Adhesion of *Candida albicans* to human vaginal and buccal epithelial cells. *J. Infect. Dis.* **143**, 76-82.
63. Zielinski, G. C. and R. F. Ross (1992), Morphologic features and hydrophobicity of the cell surface of *Mycoplasma hyopneumoniae*. *Am. J. Vet. Res.* **53**, 1119-1124.
64. Kimura, L. H. and N. N. Pearsall (1980), Relationship between germination of *Candida albicans* and increased adhesion to human buccal epithelial cells. *Infect. Immun.* **28**, 464-468.
65. Ellepola, A. N. and L. P. Samaranyake (1998), The effect of limited exposure to antimycotics on the relative cell-surface hydrophobicity and the adhesion of oral *Candida albicans* to buccal epithelial cells. *Arch. Oral Biol.* **43**, 879-887.
66. Hostacka, A. (1997), Hydrophobicity and serum sensitivity of *Klebsiella pneumoniae* treated with sub-MICs of quinolones. *Microbios.* **91**, 137-143.
67. Nomura, S., A. Kuroiwa, and A. Nagayama (1995), Changes of surface hydrophobicity and charge of *Staphylococcus aureus* treated with sub-MIC of antibiotics and their effects in the chemiluminescence response of phagocytic cells. *Chemotherapy.* **41**, 77-81.
68. Jayatissa, P. M. and A. H. Rose (1976), Role of wall phosphomannan in flocculation of *Saccharomyces cerevisiae*. *J. Gen. Microbiol.* **96**, 165-174.
69. Gerson, D. F. and J. E. Zajic (1977), Microbial surfactants. *Process Biochem.* **1979**, 20-29.
70. Goddard, A. J. and C. F. Forster (1986), Surface tension of activated sludges in relation to the formation of stable foams. *Microbios* **46**, 29-43.
71. Cairns, W. L., D. G. Cooper, J. E. Jajid, J. M. Wood, and N. Kosaric (1982), Characterization of *Nocardia amarae* as a potent biological coalescing agent of water-oil emulsion. *Appl. Environ. Microbiol.* **43**, 362-366.
72. Gray, N. C. C., A. L. Stewart, W. L. Cairns, and N. Kosaric (1984), Bacteria-induced de-emulsification of oil-in-water petroleum emulsion. *Biotechnol. Lett.* **6**, 419-424.
73. Stewart, A. L., N. C. C. Gray, W. L. Cairns, and N. Kosaric (1983), Bacteria-induced de-emulsification of water-in-oil petroleum emulsion. *Biotechnol. Lett.* **5**, 725-730.
74. Mattos-Guaraldi, A. L., L. C. Formiga, and A. F. Andrade (1999), Cell surface hydrophobicity of sucrose fermenting and nonfermenting *Corynebacterium diphtheriae* strains evaluated by different methods. *Curr. Microbiol.* **38**, 37-42.
75. Hermansson, K., S. Kjelleberg, T. K. Korhonen, and T. A. Stenstrom (1982), Hydrophobic and electrostatic characterization of surface structures of bacteria and its relationship to adhesion to an air-water interface. *Arch. Microbiol.* **131**, 308-312.
76. Appelbaum, B., E. Golus, S. C. Holt, and B. Rosan (1979), In vitro studies of dental plaque formation: adsorption of oral streptococci to hydroxylapatite. *Infect. Immun.* **25**, 717-728.
77. Weiss, E., M. Rosenberg, H. Judes, and E. Rosenberg (1982), Relationship of cell surface morphology and composition of *Streptococcus salivarius* K<sup>+</sup> to adherence and hydrophobicity. *Infect. Immun.* **55**, 438-445.
78. van der Mei, H. C., A. H. Weerkamp, and H. J. Busscher (1987), Physico-chemical surface characteristics and adhesive properties of *Streptococcus salivarius* strains with defined cell surface structure. *FEMS Microbiol. Lett.* **40**, 15-19.
79. Neu, T. R. and K. Poralla (1988), An amphiphilic polysaccharide from an adhesive *Rhodococcus* strain. *FEMS Microbiol. Lett.* **49**, 389-392.
80. Lee, S. F., A. Progulskie-Fox, G. W. Edros, D. A., Piacentini, G. Y. Ayajawa, P. J. Crowley, and A. S. Bleiweis (1989), Construction and characterization of isogenic mutants *Streptococcus mutants* deficient in major surface protein antigen P1 (I/II). *Infect. Immun.* **57**,

- 3306-3316.
81. Kalakoutskii, L. V. and N. S. Agre (1976), Comparative aspects of development and differentiation in actinomuces. *Bacteriol. Rev.* **40**, 469-524.
82. Doyl R. J., M. Rosenberg, and D. Drake (1990), Hydrophobicity of oral bacteria. Microbial cell surface hydrophobicity (R. J. Doyle and M. Rosenberg, eds.), p. 388, American Society for Microbiology, Washington, D.C.