

趋磁细菌生态学研究进展

潘红苗^{1,2}, 武洪庆^{1,3}, 肖 天^{1,*}

(1. 中国科学院海洋研究所海洋生态与环境科学重点实验室, 青岛 266071; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039;
3. 河北工业大学化工学院, 天津 300130)

摘要:趋磁细菌是一类革兰氏阴性的原核生物,广泛分布于淡水和海水环境中的有氧-无氧过渡区。趋磁细菌的分布与其环境中的氧、硫化物及铁等的浓度相关,不同种类分布在不同的物化梯度范围内。趋磁细菌的生长、磁小体的合成及磁小体的成分对环境有一定程度的指示作用。它们在生物地球化学循环中起着重要的作用。主要针对以上研究内容进行回顾,同时结合本实验室的一些研究结果做初步的分析,并对趋磁细菌生态学研究进行展望。

关键词:趋磁细菌;生态分布;系统发育;生物地球化学循环;分子生态学

文章编号:1000-0933(2009)04-2107-08 中图分类号:Q143 文献标识码:A

Progress in the study of magnetotactic bacteria ecology

PAN Hong-Miao^{1,2}, WU Hong-Qing^{1,3}, XIAO Tian^{1,*}

1 Key Laboratory of Marine Ecology & Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China

2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

3 School of Chemical Engineering and Technology, Hebei University of Technology, Tianjin 300130, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(4): 2107 ~ 2114.

Abstract: Magnetotactic bacteria represent a diverse group of Gram-negative microorganisms with respect to morphology, physiology and phylogeny. They have a cosmopolitan distribution in sediments or water columns with horizontal chemical stratification. The highest numbers of magnetotactic bacteria are generally found at the oxic-anoxic transition zone or redoxcline, located at the sediment/water interface or just below the interface. The distribution and abundance of magnetotactic bacteria appear to be dependent on the presence of opposing gradients of oxygen, sulfur or availability of soluble iron. Different species show different preference within vertically physical and chemical gradients. The growth of magnetotactic bacteria, synthesis of magnetosomes and composition of magnetosomes can reflect environmental conditions to a certain degree. Magnetotactic bacteria may play a significant role in biogeochemical cycles, especially in iron cycle. The purpose of this review is to highlight these recent discoveries including our research. Perspectives for further ecological research are discussed.

Key Words: magnetotactic bacteria; ecological distribution; phylogeny; biogeochemical cycles; molecular ecology

趋磁细菌(magnetotactic bacteria,简称MTB)最初是由美国学者Blakemore在1975年研究大西洋沉积物中的螺旋体时偶然发现的一种奇异的细菌^[1]。此后,科学家们从世界各地的海洋、湖泊、淡水池塘中发现了各种形态的MTB,有球形、长短杆状、弧形、螺旋状以及多细胞聚集体(many-celled prokaryote,简称MMP)等^[2]。MTB能够沿着地磁场的磁力线运动,在北半球发现的MTB,顺着地球磁力线的方向朝着地理北极(即

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40776094);中国科学院海外杰出学者基金资助项目(2006-1-15);人类前沿科学研究计划资助项目(HFSP, RGP0035/2004-C)

收稿日期:2007-12-30; 修订日期:2008-05-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Txiao@ms.qdio.ac.cn

磁极的 S 极)运动,称之为 North-seeking(简称 NS)MTB;在南半球发现的 MTB 逆着地球磁力线的方向朝着地理南极(即磁极的 N 极)运动,称之为 South-seeking(简称 SS)MTB;而在赤道附近 NS 和 SS 两种 MTB 都存在^[1, 3~5]。

MTB 具有趋磁性(magnetotaxis),缘于细胞内含有对磁场具有敏感性的磁小体(magnetosomes),它起着导向的作用,并借助于自身的鞭毛来运动^[6]。多数 MTB 中的磁小体沿细胞长轴呈链状(单链或者多链)排列,形成一个微型的生物磁罗盘,以感应磁场^[7]。磁小体大小在 25 ~ 120 nm 之间,正好处在稳定的单畴晶体范围内^[8, 9],呈平截八面体、平行六面体、六棱柱、子弹状或泪滴状、薄片状^[10]及球状^[1]等。其主要成份为四氧化三铁(Fe_3O_4),极少海洋 MTB 的磁小体化学成分是四硫化三铁(Fe_3S_4)^[11]。部分 MTB 中还同时包含这两种成分的磁小体^[12, 13]。研究表明,磁小体的大小、形状、排列方式及成分都具有种特异性^[14]。磁小体由双层脂膜包被,膜上有许多蛋白。这些蛋白对磁小体的合成、磁小体形状、大小及在细胞中位置具有调控作用^[15~17]。参与磁小体合成的相关基因大多聚集在染色体特定区间,称为磁小体岛(Magnetosome island)^[18~20]。

一直以来,磁小体的合成机制受到人们的极大关注,并且在最近 30a 之内也取得了重要进展。但是 MTB 一般生活在微好氧或者厌氧的环境下,对营养要求很苛刻,实验室条件下很难模仿这种生存环境^[10],这就给 MTB 的分离纯化带来了很大的困难,目前仅有少数 MTB 得到了纯培养^[11]。最近,越来越多的科学家们开始关注 MTB 的生态学作用和意义,并借助于分子生物学的方法研究 MTB 的时空分布特点,以阐明 MTB 在微生物生态中起的重要作用。本文就 MTB 的生态学研究进行了回顾和展望。

1 MTB 的生态分布

MTB 广泛分布于世界各地的淡水和海水环境中,来自自然界的样品,无需分离和培养,就可观察到 MTB^[21]。MTB 的丰度之高及种类之多表明它们在生态位中很可能扮演着重要的角色。

1.1 淡水生境

MTB 在淡水中广泛分布,最高丰度出现在有氧-无氧过渡区(OATZ),淡水的 OATZ 一般位于水和沉积物的交界处^[22]。淡水环境中发现各种形态的 MTB,包括杆状、弧形、球形和螺旋状。但在富营养池塘水体中仅发现 3 种形态的 MTB,球形的占多数,通常,球形的 MTB 在有机物含量高的生境中大量存在;而在寡营养池塘沉积物中,MTB 在系统发育和形态上更加多样,至少有 10 种形态明显不同的 MTB 存在^[23]。日本学者 Iida 等对 Sagata 湖、Agano 河等 15 个湖、河以及澳大利亚的一个池塘中的沉积物(主要是砂和泥)连续 3a 按月采样,观察其中的 MTB 和磁小体在形态组成方面的变化,发现春、秋季节(3~5 月份),(9~10 月份)MTB 的形态组成变化较大,有螺旋状、杆状和弧形等;而冬、夏季节(11~2 月份),(7~8 月份)则变化较小,在夏季主要以球菌为主。菌体内的磁小体有八面体、棱柱状及泪滴状等^[24]。有研究表明,淡水环境中的 MTB 有多种不同形态的磁小体,而在海洋中,一般只有一种形态的磁小体占优势,这可能与 MTB 生长的物化环境有关,反映了物化环境的特殊性^[25]。

在德国 Chiemsee 湖沉积物的 OATZ 区,人们还发现了一种异常大的趋磁杆菌“*Magnetobacterium bavaricum*”,体积为 $(25.8 \pm 4.1) \mu\text{m}^3$,丰度可达 $7 \times 10^5 \text{ cells}/\text{cm}^3$,占该层沉积物中总生物体积的 30%,是该层微生物群落的一个主要组成部分,这表明它在沉积物 OATZ 区的微生态中起着重要的作用^[26]。

最近,Flies 等采用 16S rRNA 基因分析、微传感器测量及生物地球化学的方法,分析研究了 MTB 在 4 个淡水小环境(用 A、B、C、D 表示)中沿不同的物化梯度进行的垂直分布情况。发现有氧的水体中没有 MTB,它们大都出现在一个很窄的沉积物层中,大部分 MTB(63%~98%)出现在低氧区。小环境 A 中 MTB 的种群主要是一类球菌,最高丰度($2.3 \times 10^6 \text{ MTB}/\text{cm}^3$)出现在 4~5 mm 深的沉积物处,显微镜没有观察到其他形态的 MTB 存在。相比之下,在小环境 B 中 MTB 的数量出现两个峰高,一个峰高($5.1 \times 10^5 \text{ MTB}/\text{cm}^3$)出现在表层以下的微氧区,以球形和螺旋形为主;另一个峰高($9.7 \times 10^5 \text{ MTB}/\text{cm}^3$)则出现在 4~5 mm 深处的无氧区,只观察到球形的 MTB。在小环境 C 中,除了球形 MTB 之外,螺旋状的 MTB 是优势菌,它们同时存在于有氧区和

无氧区,但最高丰度(1.6×10^6 MTB/cm³)出现在 8~13 mm 深的范围,随着深度的加大,MTB 的量也急剧下降。而在小环境 D 中,0~45 mm 范围内的沉积物中都可观察到 MTB,最高丰度(14.8×10^6 MTB/cm³)出现在沉积物 6~8 mm 深的无氧区,趋磁球菌是该层中的优势菌(14.6×10^6 cells/cm³),而螺旋状的 MTB 在 4~6 mm 的范围内达到最高丰度(0.5×10^6 cells/cm³)。该层沉积物中总的细菌数量约为 10^9 cells/cm³,MTB 约占 1%。这些结果都表明不同种类的 MTB 选择了不同的物化梯度范围。另外,他们还发现在小环境 C 和 D 中,MTB 的发生和环境中的可利用的可溶性二价铁的含量(6~60 μ mol/L)的出现呈现一致性,尤其在小环境 D 中还和硫化氢的浓度(达到 40 μ mol/L)变化趋势一致^[27]。

1.2 海洋生境

与淡水中一样,在海洋环境里,MTB 也主要分布在 OATZ,但是海水的 OATZ 并不仅仅位于水和沉积物的交界处,有的 OATZ 位于水体中,最具代表性是美国 Pettaquamscutt 河口(半咸水区域,盐度 17‰左右),其 OATZ 位于水深 4.5 m 处,具稳定化变层的地方^[22]。早期研究报道了这个稳定化变层水体中 MTB 的分布,发现趋磁球菌仅在在有氧(oxic zone)和微氧区(microoxic zone)出现。而其他不同形态的 MTB 不仅在微氧区出现,而且在缺氧区(anoxic zone)(硫化物浓度达到 2 mmol/L)也大量存在,丰度可达到 2×10^5 cells/cm³。因此,研究者认为不同种类 MTB 的分布是由最适宜的硫化物和氧梯度来决定的^[28]。

同样在 Pettaquamscutt 河口的缺氧区,人们还发现了一种即能产铁氧化物型(Fe_3O_4)磁小体又能产铁硫化物型(Fe_3S_4)磁小体的趋磁杆菌。他们的研究表明外部环境条件,如氧化还原电位和(或)氧及硫化氢的浓度可能会影响 MTB 合成不同成分的磁小体。一般情况下,产铁氧化物型磁小体的 MTB 多出现在 OATZ 或其上方,产铁硫化物型磁小体的 MTB 多出现在含硫化物的缺氧区^[12]。

类似的现象在美国 Falmouth 沿岸一个呈季节性分层的盐池也有报道,研究发现 MTB 的丰度、分布和种类随着分层的程度和总的细胞数量改变而改变。显微镜观察显示当层化最剧烈的时候(8 月份),MTB 最丰富。有 3 种形态的 MTB 占优势:一种产 Fe_3O_4 磁小体的趋磁球菌,一种产 Fe_3S_4 的 MMP 和一种运动缓慢的大杆菌,其磁小体成分也为 Fe_3S_4 。趋磁球菌出现在氧变层的顶部,而 MMP 出现在氧变层的底部或者氧变层稍下的硫化物浓度较低的区域。趋磁球菌在硫化物浓度为 0~10 μ mol/L 的区域内丰度最高,MMP 则在硫化物浓度低于 40 μ mol/L 的区域丰度最高。球菌和 MMP 的丰度通过季节变化出现起伏波动,球菌在四季的早期和末期丰度高;而 MMP 在仲夏季节层化剧烈期间丰度最高,可达到 10^3 cells/ml,这是整个夏季,MMP 在水体中出现的丰度最高值。另外一种大杆菌(长 5 μ m,宽 3 μ m),出现在有硫化物的区域,平均硫化物浓度可达到 327 μ mol/L,没有在硫化物浓度低于 100 μ mol/L 的水体中发现这种杆菌,它们在夏季的中后期丰度最高,但随着深度和季节的变化,丰度并没有明显的变化。变性梯度凝胶电泳(DGGE)图谱也显示季节中期的细菌多样性明显低于季节的早期和末期,结合显微镜的观察,发现在多样性低的时候,MMP 是丰度最高的 MTB,而在多样性高的时候,球菌是丰度最高的^[29]。

目前为止,产 Fe_3S_4 磁小体的 MTB 只在海洋环境中发现,菌体形态包括 MMP^[29~32] 和许多不同的大杆菌^[29, 33~37],而 Fe_3S_4 磁小体的形态有立方八面体^[36, 37]、伪直角棱柱状^[36, 37]和齿状^[38, 39]。

MTB 不仅仅在近岸的海洋环境中生存,在远洋和半远洋的海域也有生存的报道。研究发现,在 Santa Barbara 盆地 598 m 深的半远洋沉积物表层 3 cm 中有 MTB 存在^[40];甚至在南大西洋 3000 m 深的深海沉积物中也发现了活的 MTB,在沉积物表层 10 cm 之内丰度最高,该位置与沉积物中有机质的输入和输出速率有关^[41]。另外,在我国南海南沙海区的沉积物(水深 200~500 m 处)中,也发现了与 MV-1 序列相近的克隆^[42]。Riemann 等通过 DGGE 的方法发现在阿拉伯海的表层水中有两个克隆与淡水环境中的一个未培养的趋磁球菌序列相近,这是首次报道远洋表层水体中有 MTB 的序列^[43]。

本实验室在黄海冷水团附近沉积物中观察并分离到了 MTB^[44],还在青岛汇泉湾沿岸的表层沉积物中(0~2 cm)观察到了大量的 MTB,电镜观察表明,汇泉湾沿岸沉积物中的 MTB 种类多样,有球形、杆状、弧状、螺旋状等,其中球菌是优势菌群;磁小体形状多为长方体,也有棱柱状、球状、子弹头状和齿状;磁小体多以链状

的方式排列,多为两条,少数波浪状和环状,或无序排列;磁小体成分为 Fe_3O_4 。四季采样观察表明 MTB 中都是包含两条磁小体链的球菌占优势(99% 以上),丰度在 $10^3 \sim 10^5 \text{ cells/cm}^3$ 。

从以上研究可以看出,淡水环境中还没发现产铁硫化物型磁小体的 MTB。另外,海洋环境比淡水环境更加稳定,具有产生和孕育 MTB 的环境和条件,所以海洋环境中的 MTB 可能比淡水的分布更广,种类更丰富。

1.3 其他生境

MTB 大多存在于海水和淡水环境中的微氧区,但在巴伐利亚南部一个草原土壤中,人们也发现了 MTB 的存在,这些 MTB 包含立方八面体或者长方体形状的磁小体,形态类似淡水中的 MTB^[45]。我国科学家在西安段家坡黄土等土壤中也发现 MTB,至少有 3 种形态的 MTB 存在,其中杆状丰度最高。菌体中磁小体数目少,呈不连续的链状排列,这可能与黄土中的温度、湿度及含铁量有关^[46~48]。另外,在火星陨石 ALH84001 中发现有类似磁小体形状磁性颗粒物质^[49~52]。

2 MTB 的系统发育多样性

“趋磁细菌”本身没有分类学上的意义,只代表一组具有趋磁现象的原核生物^[53]。对环境许多未纯化培养的 MTB 和已经纯化培养的 MTB 通过 16S rDNA 基因序列进行系统发育分析,可以看出,大多数合成 Fe_3O_4 磁小体的球菌、弧菌和螺菌都隶属于原核生物的 α -变形菌纲(Proteobacteria)^[54],但也有例外,一株已获纯培养的产 Fe_3O_4 磁小体的硫酸盐还原菌 *Desulfovibrio magneticus* RS-1 属于 δ -变形菌纲^[55];而另一株未获纯培养的合成 Fe_3O_4 磁小体的巨大趋磁杆菌 *Magnetobacterium bavaricum*^[26] 属于硝化螺菌(Nitrospira)门^[55]。产 Fe_3S_4 磁小体的 MMP 属于 δ -变形菌纲^[32],但在一个呈季节性分层的盐池中发现的一个产 Fe_3S_4 磁小体的大杆菌却属于 γ -变形菌纲,这是目前唯一一个属于 γ -变形菌纲的 MTB^[29]。

本实验室通过 PCR-RFLP 的方法分析了青岛汇泉湾沿岸沉积物中 MTB 的系统发育多样性,发现大多数 MTB 隶属于 α -变形菌纲,分属 8 个不同的属。

以上这些结果表明,MTB 形态、磁小体成分等的多样性与系统发育多样性是相符的。因此,有学者认为,MTB 的起源是多源的,而且基于氧化铁型的趋磁性和基于硫化铁型的趋磁性是各自单独进化的^[32]。还有学者认为,MTB 的系统发育多样性很可能是通过基因的横向转移将合成磁小体的能力传给不同系统发育分支上的细菌,甚至真核细胞形成的^[54]。

3 MTB 的生态学作用

3.1 环境指示作用

MTB 的生长、磁小体形态、磁小体合成以及磁小体成分与外部生长环境都有一定的关系。一般认为淡水环境中的 MTB 形态组成变化较大,其磁小体的数量、形态组成及大小亦有很大的变化。而相对稳定的海洋环境中磁小体总以某一种形态为主,如太平洋和大西洋沉积物中的磁小体主要以八面体为主,而南极沉积物中的磁小体则以棱柱状为主^[25]。而本实验室在青岛汇泉湾沿岸的沉积物中发现的磁小体形态以长方体为主,这可能与 MTB 生长的物化环境有关。Iida^[24] 和 Simmons^[29] 等的研究也证实 MTB 的生长和形态与季节有关。对趋磁螺菌属的模式菌株(*M. gryphiswaldense*, *M. magnetotacticum* MS-1, *Magnetospirillum* AMB-1)磁小体合成条件的研究表明,微摩尔级浓度的铁含量和微氧条件是磁小体合成的必需条件^[56, 57]。*M. gryphiswaldense* 在厌氧条件下磁小体不能合成,但当接触氧浓度为 1% ~ 3% 的微氧条件时,磁小体的合成功能又立即启动^[57]。这说明磁小体的合成在一定程度上反应了生长环境中氧浓度的高低。另外,磁小体成分一定程度也可反应 MTB 生长的环境,合成铁硫化物型(Fe_3S_4)的磁小体的 MTB 一般在富含硫化物的环境中出现,而合成铁氧化物型(Fe_3O_4)磁小体的 MTB 一般在微氧的环境中存在^[29],由此可见,磁小体的成分对环境也有一定的指示作用。在 MTB 死亡后,磁小体被保存在沉积物中,成为化石,其形态、浓度可为研究当时的物化环境提供重要的信息^[58, 59]。

3.2 MTB 在生物地球化学循环中的作用

在某些环境中,MTB 是细菌群落中的优势种^[26],有的占表层沉积物中细菌总量的 1%^[27]。最近,有学者

又用定量 PCR 的方法分析了一个盐池中 MTB 的种群动力学,证实有的 MTB 可占整个细菌含量的 10%^[60]。MTB 在自然环境中分布广、丰度高以及丰富的多样性,都表明 MTB 作为初级生产力的生产者可能在碳循环中起着重要的作用。

在海洋环境中,铁以颗粒和胶体状的形式出现,是初级生产力的一个限制因子^[61]。铁又是生物体中的微量元素,一般细菌中铁占细胞干重的 0.025%^[62],而 MTB 中铁可占整个细胞干重的 3.8%^[63],是一般菌体的 100 多倍。另外,Bazylinski 在美国 Cape Cod 沿岸一个呈季节性分层的盐池中发现了多种趋磁的原生生物,有双鞭毛的、腰鞭毛的和有纤毛的。这些原生生物位于盐池中的 OATZ 区,并且该区可溶性二价铁的含量也很高。它们体内包含类似 MTB 磁小体的铁氧化型磁颗粒,虽然这些磁颗粒的来源还不清楚,但不排除是这些原生生物吞噬了 MTB,从而将磁小体留在了体内的可能性存在^[64]。有研究表明,以颗粒或者胶体状物质为食的原生动物可以在其食物泡内消化这些形式的铁,从而为其他物种(如浮游植物)提供更多的生物可利用的有效铁^[61]。因此,他们推测这些原生生物可能摄取了 MTB,然后溶解磁小体中的铁,形成可溶性的二价铁,这与它生存环境中二价铁含量高的现象是一致的。由此可见,MTB 在其环境的铁循环中可能起着非常重要的作用^[64]。

除了磁小体之外,MTB 菌体内还包含大量其他成分的致密大颗粒,如聚羟基脂肪酸(PHA)、聚 β -羟丁酸(PHB)、硫颗粒及磷颗粒等^[65~70],因此,在磷和硫的地球化学循环中,MTB 也应该起着一定的作用。

本实验室在青岛汇泉湾沿岸沉积物中观察到的优势球菌,菌体内除了磁小体之外,还包含大量的硫颗粒。一般硫酸盐还原菌中都含有硫颗粒,而且这些细菌是硫循环的主要驱动者。因此,本实验室观察到的趋磁球菌可能在沿岸沉积物的硫循环中起着很大的作用。

4 研究展望

近 10 年来,对 MTB 的研究已经取得了重要进展,特别是关于磁小体合成机制方面的研究。但还是受到 MTB 分离纯化困难的局限,特别是海洋环境中分离的 MTB,多数还不能在液体和固体培养基中生长,这在很大程度上限制了 MTB 分子和基因水平方面的研究。因此,研究 MTB 生态学的作用就变得更为重要,但是目前对这方面的研究还是很少,特别是国内,受实验条件的限制,很少见到这方面的研究报道。国外在最近几年中开始关注这方面的研究,但是也只限于小的生态环境。而以下几个方面可能是将来 MTB 生态学的研究热点:

- (1) 利用分子生态学方法研究不同地域中 MTB 的多样性,开发更丰富的微生物资源;
- (2) 研究 MTB 在生物地球化学循环中的作用,探讨 MTB 对生态系统的贡献;
- (3) MTB 作为一个环境指示菌对生态环境的评价作用;
- (4) MTB 对沉积物磁学特性的贡献。

References:

- [1] Blakemore R. Magnetotactic bacteria. *Science*, 1975, 190(4212): 377—379.
- [2] Schüler D, Frankel R B. Bacterial magnetosomes: microbiology, biomineralization and biotechnological applications. *Appl Microbiol Biotechnol*, 1999, 52(4): 464—473.
- [3] Blakemore R P, Frankel R B, Kalmijn A J. South-seeking magnetotactic bacteria in the Southern Hemisphere. *Nature*, 1980, 286(5771): 384—385.
- [4] Kirschvink J L. South-Seeking Magnetic Bacteria. *Journal of Experimental Biology*, 1980, 86(1): 345—347.
- [5] Nogueira F S, Debarros H G P L. Study of the Motion of Magnetotactic Bacteria. *European Biophysics Journal*, 1995, 24(1): 13—21.
- [6] Blakemore R P. Magnetotactic bacteria. *Ann Rev Microbiol*, 1982, 36: 217—238.
- [7] Esquivel D M S, De Barros H. Motion of Magnetotactic Microorganisms. *The Company of Biologists Ltd*, 1986. 153—163.
- [8] Stolz J F, Chang S B R, Kirschvink J L. Biogenic magnetite in stromatolites. I. Occurrence in modern sedimentary environments. *Precambrian Research*, 1989, 43(4): 295—304.
- [9] Mann S, Sparks N H, Board R G. Magnetotactic bacteria: microbiology, biomineralization, palaeomagnetism and biotechnology. *Adv Microb*

- Physiol, 1990, 31: 125 — 181.
- [10] Schüler D. Formation of magnetosomes in magnetotactic bacteria. *J Mol Microbiol Biotechnol*, 1999, 1(1): 79 — 86.
- [11] Bazylinski D, Frankel R B. Magnetosome formation in prokaryotes. *Nature Reviews Microbiology*, 2004, 2(3): 217 — 230.
- [12] Bazylinski D A, Frankel R B, Heywood B R, *et al.* Controlled Biomineralization of Magnetite (Fe_3O_4) and Greigite (Fe_3S_4) in a Magnetotactic Bacterium. *Applied and Environmental Microbiology*, 1995, 61(9): 3232 — 3239.
- [13] Keim C N, Lins U, Farina M. Iron oxide and iron sulphide crystals in magnetotactic multicellular aggregates. *Acta Microscopica*, 2003, 12: 3 — 4.
- [14] Meldrum F, Mann S, Heywood B R, *et al.* Electron microscopy study of magnetosomes in a cultured coccoid magnetotactic bacterium. *Proc R Soc Lond B*, 1993, 251: 231 — 236.
- [15] Gorby Y A, Beveridge T J, Blakemore R P. Characterization of the bacterial magnetosome membrane. *Journal of Bacteriology*, 1988, 170(2): 834 — 841.
- [16] Komeili A, Vali H, Beveridge T J, *et al.* Magnetosome vesicles are present before magnetite formation, and MamA is required for their activation. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2004, 101(11): 3839 — 3844.
- [17] Schüler D. The biomineralization of magnetosomes in *Magnetospirillum gryphiswaldense*. *Int Microbiol*, 2002, 5(4): 209 — 214.
- [18] Ullrich S, Kube M, Schubbe S, *et al.* A hypervariable 130-kilobase genomic region of *Magnetospirillum gryphiswaldense* comprises a magnetosome island which undergoes frequent rearrangements during stationary growth. *J Bacteriol*, 2005, 187(21): 7176 — 7184.
- [19] Fukuda Y, Okamura Y, Takeyama H, *et al.* Dynamic analysis of a genomic island in *Magnetospirillum* sp strain AMB-1 reveals how magnetosome synthesis developed. *Febs Letters*, 2006, 580(3): 801 — 812.
- [20] Schubbe S, Kube M, Scheffel A, *et al.* Characterization of a spontaneous nonmagnetic mutant of *Magnetospirillum gryphiswaldense* reveals a large deletion comprising a putative magnetosome island. *J Bacteriol*, 2003, 185(19): 5779 — 5790.
- [21] Freitas F, Keim C N, Kachar B, *et al.* Envelope ultrastructure of uncultured naturally occurring magnetotactic cocci. *Fems Microbiology Letters*, 2003, 219(1): 33 — 38.
- [22] Bazylinski D A. Structure and Function of the Bacterial Magnetosome. *ASM News*, 1995, 61(7): 337 — 343.
- [23] Spring S, Schleifer K H. Diversity of Magnetotactic Bacteria. *Systematic and Applied Microbiology*, 1995, 18(2): 147 — 153.
- [24] Iida A, Akai J. TEM study on magnetotactic bacteria and contained magnetite grains as biogenic minerals, mainly from Hokuriku-Niigata region, Japan. *Science Reports of Niigata University, Series E (Geology)*, 1996, 11: 43 — 66.
- [25] Vali H, Forster O, Amarantidis G, *et al.* Magnetotactic bacteria and their magnetofossils in sediments. *Earth and Planetary Science Letters*, 1987, 86(2-4): 389 — 400.
- [26] Spring S, Amann R, Ludwig W, *et al.* Dominating Role of an Unusual Magnetotactic Bacterium in the Microaerobic Zone of a Freshwater Sediment. *Appl Environ Microbiol*, 1993, 59(8): 2397 — 2403.
- [27] Flies C B, Jonkers H M, de Beer D, *et al.* Diversity and vertical distribution of magnetotactic bacteria along chemical gradients in freshwater microcosms. *FEMS Microbiol Ecol*, 2005, 52(2): 185 — 195.
- [28] Stolz J F. Magnetotactic bacteria: Biomineralization, ecology, sediment magnetism, environmental indicator In: Skinner H. C. W. ed. *Biomineralization: Processes of Iron and Manganese; Modern and Ancient Environments*. Catena-Verlag: Cremlingen-Destedt, 1992, 133 — 145.
- [29] Simmons S L, Sievert S M, Frankel R B, *et al.* Spatiotemporal distribution of marine magnetotactic bacteria in a seasonally stratified coastal salt pond. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(10): 6230 — 6239.
- [30] Farina M, H. Lins de Barros, D. Motta de Esquivel, *et al.* Ultrastructure of a magnetotactic microorganism. *Biol Cell*, 1983, 48: 85 — 88.
- [31] Rodgers F G, Blakemore R P, Blakemore N A, *et al.* Intercellular structure in a many-celled magnetotactic prokaryote. *Archives of Microbiology* 1990, 154(1): 18 — 22.
- [32] Delong E F, Frankel R B, Bazylinski D A. Multiple Evolutionary Origins of Magnetotaxis in Bacteria. *Science*, 1993, 259(5096): 803 — 806.
- [33] Bazylinski D A, Frankel R B, Garratt-Reed A J, *et al.* Biomineralization of iron-sulfides in magnetotactic bacteria from sulfidic environments. In: Frankel R. B. and Blakemore R. P. eds. *Iron Biominerals*, New York: Plenum Press, 1990. 239 — 255.
- [34] Dennis A B, Anthony J G R, Afshin A, *et al.* Copper association with iron sulfide magnetosomes in a magnetotactic bacterium. *Archives of Microbiology*, 1993, 160(1): 35 — 42.
- [35] Bazylinski D A, Frankel R B. Production of iron sulfide minerals by magnetotactic bacteria from sulfidic environments. In: Skinner H. C. W., Fitzpatrick, eds. *Biomineralization Processes of Iron and Manganese; Modern and Ancient Environments*. Germany: Catena-Verlag. Cremlingen-Destedt, 1992. 147 — 159.
- [36] Heywood B R, Bazylinski D A, Garratt-Reed A, *et al.* Controlled biosynthesis of greigite (Fe_3S_4) in magnetotactic bacteria. *Naturwissenschaften*, 1990, 77(11): 536 — 538.

- [37] Heywood B R, Mann S, Frankel R B. Structure, morphology and growth of biogenic greigite (Fe_3S_4). In: Alpert M, Calvert P, Frankel RB, *et al.*, eds. *Materials Synthesis Based on Biological Processes*. Pittsburgh, PA: Materials Research Society, 1991. 93—108.
- [38] P sfai M, Buseck P R, Bazylinski D A, *et al.* Reaction sequence of iron sulfide minerals in bacteria and their use as biomarkers. *Science*, 1998, 280: 880—883.
- [39] Posfai M, Buseck P, Bazylinski D, *et al.* Iron sulfides from magnetotactic bacteria: Structure, composition, and phase transitions. *American Mineralogist*, 1998, 83(11-12): 1469—1481.
- [40] Stolz J F, Chang S B R, Kirschvink J L. Magnetotactic bacteria and single-domain magnetite in hemipelagic sediments. *Nature*, 1986, 321: 849—850.
- [41] Petermann H, Bleil U. Detection of live magnetotactic bacteria in South Atlantic deep-sea sediments. *Earth and Planetary Science Letters*, 1993, 117(1-2): 223—228.
- [42] Dai X, Zhou H, Chen Y Q, *et al.* A preliminary study on 16S rDNA diversity of bacteria in the Xisha marine sediment, the South China Sea. *Progress in natural Science*, 2002, 12(5): 479—484.
- [43] Riemann L, Steward G F, Fandino L B, *et al.* Bacterial community composition during two consecutive NE Monsoon periods in the Arabian Sea studied by denaturing gradient gel electrophoresis (DGGE) of rRNA genes. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography*, 1999, 46(8-9): 1791—1811.
- [44] Gao J, Pan H M, Wu L F, *et al.* Characterization of magnetotactic bacteria and magnetosomes in sediments from the Yellow Sea cold water mass. *Marine Science*, 2006(1): 11—16.
- [45] Fassbinder J W E, Stanjek H, Vali H, Occurrence of magnetic bacteria in soil. *Nature*, 1990, 343: 161—163.
- [46] Fan G C, Jia R F, Li R S, *et al.* The distribution of magnetotactic bacteria in China and studies of magnetosome. *Chinese Science Bulletin*, 1996, 41(4): 349—352.
- [47] Jia R F, Peng X Z, Gao M Y, *et al.* Compositional Features of Magnetotactic Bacteria in Loess of China and their Ecological Significance. *Acta Petrologica ET Mineralogica*, 2001, 20(4): 428—432.
- [48] Jia R F, Yan B Z, Li R S, *et al.* Characteristics of the magnetotactic bacteria in Duanjiapo loess section, Shaanxi Province and their environmental significance. *Science in China (Series D)*, 1996, 26(5): 411—416.
- [49] Thomas-Keptra K L, Clemett S J, Schwartz C, *et al.* Determination of the Three-Dimensional Morphology of ALH84001 and Biogenic MV-1 Magnetite: Comparison of Results from Electron Tomography and Classical Transmission Electron Microscopy. In: Meeting abstract of 35th Lunar and Planetary Science Conference, League City, Texas, 2004.
- [50] Friedmann E I, Wierzbos J, Ascaso C, *et al.* Chains of magnetite crystals in the meteorite ALH84001: evidence of biological origin. *Proc Natl Acad Sci*, 2001, 98(5): 2176—2181.
- [51] Kobayashi A, Taguchi T. Biological control of magnetite crystal formation in the magnetotactic bacteria: hints concerning the possible evidence from ALH84001 for life on Mars. *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, 2002, 66(15A): A408—A408.
- [52] McKay D S, Gibson E K, ThomasKeptra K L, *et al.* Search for past life on Mars: Possible relic biogenic activity in Martian meteorite ALH84001. *Science*, 1996, 273(5277): 924—930.
- [53] Blakemore R P. Magnetotactic Bacteria. *Comments Mol Cell Biophys*, 1982, 1(5): 293—310.
- [54] Stefan S, Dennis B, Magnetotactic Bacteria. In: Martin D., Stanley F. eds. *The Prokaryotes*. New York: Springer, 2006, 842—862.
- [55] Kawaguchi R, Burgess J G, Sakaguchi T, *et al.* Phylogenetic analysis of a novel sulfate-reducing magnetic bacterium, RS-1, demonstrates its membership of the delta-Proteobacteria. *FEMS Microbiol Lett*, 1995, 126(3): 277—282.
- [56] Blakemore R P, Short K A, Bazylinski D A, *et al.* Microaerobic conditions are required for magnetite formation within *Aquaspirillum magnetotacticum*. *Geomicrobiol J*, 1985, 4(1): 53—71.
- [57] Schüler D, Baeuerlein E. Dynamics of iron uptake and Fe_3O_4 biomineralization during aerobic and microaerobic growth of *Magnetospirillum gryphiswaldense*. *J Bacteriol*, 1998, 180(1): 159—162.
- [58] Peng X Z, Jia R F, Li R S, *et al.* Distribution of magnetotactic bacteria in the loess-paleosol sequence and studies on paleoenvironment of magnetosomes formation. *Chinese Science Bulletin*, 2000, 45(2): 710—712.
- [59] Peng X Z. Distribution of magnetotactic bacteria and magnetosomes in geologic bodies and its significance. *Geology-Geochemistry*, 1999, 27(3): 68—73.
- [60] Simmons S L, Bazylinski D A, Edwards K J. Population dynamics of marine magnetotactic bacteria in a meromictic salt pond described with qPCR. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(9): 2162—2174.
- [61] Barbeau K, Moffett J W, Caron D A, *et al.* Role of protozoan grazing in relieving iron limitation of phytoplankton. *Nature*, 1996, 380(6569): 61—64.

- [62] Neilands J B. Iron and its role in microbial physiology. *Microbial iron metabolism; a comprehensive treatise*. New York: Acad. Press, 1974. 3 — 34.
- [63] Moench T T, Konetzka W A. A novel method for the isolation and study of a magnetotactic bacterium. *Arch Microbiol*, 1978, 119(2): 203 — 212.
- [64] Bazylinski D A, Schlezinger D R, Howes B H, *et al.* Occurrence and distribution of diverse populations of magnetic protists in a chemically stratified coastal salt pond. *Chemical Geology*, 2000, 169(3-4): 319 — 328.
- [65] Spring S, Lins U, Amann R, *et al.* Phylogenetic affiliation and ultrastructure of uncultured magnetic bacteria with unusually large magnetosomes. *Archives of Microbiology*, 1998, 169(2): 136 — 147.
- [66] Cox B L, Popa R, Bazylinski D A, *et al.* Organization and elemental analysis of P-, S-, and Fe-rich inclusions in a population of freshwater magnetococci. *Geomicrobiology Journal*, 2002, 19(4): 387 — 406.
- [67] Balkwill D L, Maratea D, Blakemore R P. Ultrastructure of a magnetotactic spirillum. *J Bacteriol*, 1980, 141(3): 1399 — 1408.
- [68] Keim C N, Lins U, Farina M. Elemental analysis of uncultured magnetotactic bacteria exposed to heavy metals. *Can J Microbiol*, 2001, 47(12): 1132 — 1136.
- [69] Lins U, Farina M. Phosphorus-rich granules in uncultured magnetotactic bacteria. *Fems Microbiology Letters*, 1999, 172(1): 23 — 28.
- [70] Moench T T. *Bilophococcus magnetotacticus* gen. nov. sp. nov., a motile, magnetic coccus. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 1988, 54(6): 483 — 496.

参考文献:

- [42] 戴欣, 周惠, 陈月琴, 等. 中国南海南沙海区沉积物中细菌 16S rDNA 多样性的初步研究. *自然科学进展*, 2002, 12(5): 479 ~ 484.
- [44] 高峻, 潘红苗, 吴龙飞, 等. 黄海冷水团附近沉积物中的趋磁细菌及磁小体的特性研究. *海洋科学*, 2006(1): 11 ~ 16.
- [46] 范国昌, 贾蓉芬, 李荣森, 等. 我国趋磁细菌的分布及其磁小体的研究. *科学通报*, 1996, 41(4): 349 ~ 352.
- [47] 贾蓉芬, 彭先芝, 高梅影, 等. 中国黄土剖面趋磁细菌的组成特征与生态意义. *岩石矿物学杂志*, 2001, 20(4): 428 ~ 432.
- [48] 贾蓉芬, 颜备战, 李荣森, 等. 陕西段家坡黄土剖面中趋磁细菌特征与环境意义. *中国科学:D 辑*, 1996, 26(5): 411 ~ 416.
- [58] 彭先芝, 贾蓉芬, 李荣森, 等. 黄土-古土壤序列中趋磁细菌分布和磁小体形成的古环境研究. *科学通报*, 2000, 45(2): 710 ~ 712.
- [59] 彭先芝. 趋磁细菌和磁小体在地质体中的分布及其研究意义. *地质地球化学*, 1999, 27(3): 68 ~ 73.