

多细胞趋磁原核生物研究进展

张圣妲^{1,2}, 潘红苗², 周克^{3,4}, 肖天^{2,5}, 吴龙飞^{1,5,6,*}

(1. 中国海洋大学海洋生命学院, 青岛 266003; 2. 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;

3. 中国科学院烟台海岸带研究所, 烟台 264003; 4. 中国科学院研究生院, 北京 100039;

5. 中法生物矿化与纳米结构联合实验室; 6. 法国科研中心马赛地中海微生物研究所, 法国马赛)

摘要:多细胞趋磁原核生物指一类由含有磁小体的革兰氏阴性原核细胞聚集而成的球形或者卵球形细胞聚集体, 一般由 7—45 个细胞组成, 直径在 2—23 μm 之间, 它们可在地磁场或外加磁场中沿磁力线定位并做定向运动。通过对巴西潟湖、美国盐湖、德国和法国海岸带花瓣型 MMPs 以及最近对中国青岛海域潮间带菠萝型 MMPs 研究结果的总结, 分别从 MMPs 的生物学特征、细胞内容物以及生态学分布及分类地位等方面的研究进行综述, 并对未来研究方向进行一定的展望。

关键词:多细胞趋磁原核生物; 趋磁性; 铁氧化物型磁小体; 铁硫化物型磁小体; 进化

Progress in study of multicellular magnetotactic prokaryotes

ZHANG Shengda^{1,2}, PAN Hongmiao^{2,4}, ZHOU Ke^{3,4}, XIAO Tian^{2,5}, WU Longfei^{1,5,6,*}

1 College of Marine Life Science, Ocean University of China, Qingdao 266003, China

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

3 Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai, 264003, China

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

5 France-China Bio-Mineralization and Nano-Structures Laboratory, BioMNSL

6 Laboratoire de Chimie Bactérienne, Institut de Microbiologie de la Méditerranée, CNRS, Marseille, France

Abstract: Multicellular magnetotactic prokaryotes (MMPs) compose of 7—45 prokaryotic cells highly organized into a spherical or ellipsoidal shape. The aggregated multicellular globule display a magnetotactic behavior. MMPs have being attracted increasing interest of researchers worldwide since they were discovered in 1983. Here we reviewed the progress in MMPs investigation from the points view of morphology, cytology, and ecology, which is based on the studies of the samples collected from the lagoon in Brazil, salt ponds in the USA, coast tidal sand flats in Germany and the Mediterranean sea near Marseille city in France, and a novel pineapple-morphology MMPs from the intertidal zones of China Sea in Qingdao.

Key Words: multicellular magnetotactic prokaryotes (MMPs); magnetotaxis; magnetosomes; magnetite; greigite; evolution

意大利学者 S. Bellini 于 1963 年首次在淡水中观察到了沿磁场磁力线迁移的细菌, 并称之为磁敏感细菌 (magnetosensitive bacteria)^[1-3], 1975 年, Science 杂志刊登了一篇美国学者 Blakemore 的文章, 报道了他在海泥中发现了一类可以沿磁力线定位和运动的细菌, 并称之为趋磁细菌 (magnetotactic bacteria, MTB)^[4]。德国学者在最近一篇文章中提到早在 1891 年 J. Massart 首次报道了细菌游动受到磁场影响的现象^[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, 同时借助于菌体自身的鞭毛来运动^[6-7]。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

基金项目:国家自然科学基金资助项目 (NSFC 40776094, 40906069); 中国科学院海外杰出学者基金资助项目 (2006-1-15); 王宽诚教育基金会资助项目

收稿日期: 2009-05-20; 修订日期: 2009-06-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wu@ifr88.cnrs-mrs.fr

微型的生物磁罗盘,以感应磁场^[8]。磁小体的形态各异,大小在 25—120 nm 之间,正好处在稳定的单磁畴晶体范围内,主要成分为四氧化三铁(Fe_3O_4)或(和)四硫化三铁(Fe_3S_4)^[9-10]。

自然界中,MTB 普遍存在^[7,11-20],已发现的趋磁细菌仅存在于变形菌门(*Proteobacteria*)和硝化螺菌门(*Nitrospira*),变形菌门各纲中都有趋磁细菌发现,但多数位于 α -变形菌纲(α -*Proteobacteria*)和 δ -变形菌纲(δ -*Proteobacteria*)^[21]。随着研究的不断进行,各种形态的 MTB 被发现,如球形、长短杆状、弧形、螺旋状以及多细胞聚集体等^[19-20,22],其中又以多细胞聚集体形式存在的方式最为特殊,这类形态的 MTB 最早是由巴西学者 Farina 等人于 1983 年在一个半咸水的潟湖 Rodrigo de Freitas 中发现的,并称之为趋磁微生物体^[23]。1990 年,他们对这类趋磁微生物体形态结构进一步的研究后,认为它们是一种趋磁多细胞聚集体(magnetotactic multicellular aggregate, MMA)^[24]。同年,美国学者 Rodgers 等在新英格兰海岸的盐湖中也发现了类似的有机体,称之为多细胞趋磁原核生物(many-celled magnetotactic prokaryote, multicellular magnetotactic prokaryote, MMPs)^[25]。近年来虽然也有学者使用趋磁多细胞有机体(magnetotactic multicellular organism, MMO)名称^[26],但多细胞趋磁原核生物(multicellular magnetotactic prokaryotes,)的名称已被广泛接受。

已发现的 MMPs 均属于 δ -*Proteobacteria* 中的脱硫杆菌科(Desulfobacteraceae),是一类由 7—45 个含有磁小体的革兰氏阴性原核细胞聚集而成的球形或者卵球形细胞聚集体,直径在 2—23 μm 之间^[27],它们可在地磁场或外加磁场中沿磁力线定位或者做定向运动^[7,23,27-30]。在巴西潟湖^[26,31-32]、美国盐湖^[28,33-35]以及德国海岸潮间带^[30]发现的 MMPs 细胞的排列方式类似花瓣,被称为“花瓣型 MMPs”,也是研究报道最多的 MMPs。花瓣型 MMPs 具有如下特征:直径在 2—23 μm 之间,由多个(一般在 7—45 个之间)原核细胞螺旋形排列组成,生活史中无自由运动单细胞阶段。每个细胞均由双层膜包被,每个细胞有一侧朝向环境,并生有鞭毛,另一侧朝向 MMPs 的中心。每个细胞都具有铁氧化物型或者铁硫化物型的磁小体,磁小体形成有序的排列,使 MMPs 在地磁场中或外加磁场中进行趋磁运动和定位,但单个细胞没有趋磁运动。在显微镜下观察到的运动方式主要为乒乓运动。MMPs 主要生活在还原硫浓度较低的,具有一定盐浓度的无氧水体或者沉积物中。16S rDNA 序列分析表明是一类硫酸盐还原菌(sulphate reducing bacteria, SRB)^[27]。此外,2007 年在地中海沿岸发现了两种细胞排列不同于“花瓣型”的 MMPs,依据细胞排列方式和个体大小的不同,分别区分为“菠萝型 MMPs”和“黑莓型 MMPs”^[36]。最近,在青岛潮间带区域也发现了相当数量的“花瓣型 MMPs”和“菠萝型 MMPs”存在。因而,MMPs 具有广泛的地域分布性。

由于 MMPs 特殊的生物结构和生态环境,MMPs 被认为在生命起源与进化、生物矿化和细胞分化等问题的探索上具有重要意义。因此,近年来对于 MMPs 的研究成为趋磁细菌研究领域的热点,越来越多的学者对其进行了相关研究。本文就 MMPs(主要以花瓣型为主)的一些研究进行回顾和展望。

1 MMPs 生物学特征

1.1 细胞排列

MMPs 个体中的细胞排列有一定的规律。研究证实花瓣型 MMPs 的细胞呈螺旋形排列^[23,26,37-39],激光共聚焦显微技术和超薄切片技术显示了这些细胞都围绕着一个非细胞结构的内部空间呈放射状排列,这样的排列方式使得 MMPs 中的每个细胞都呈现一个金字塔形的锥状结构^[26,31]。锥底一侧形成有机体的外表面,与外部环境接触,并着生鞭毛;锥顶沿内部空间排列,内部空间包含着膜囊泡和连接锥顶的纤维;锥面与邻近的细胞相连;锥边则与两个或更多的细胞连接,多个细胞相接处会在每个细胞表面形成一条嵴状结构^[26]。菠萝型 MMPs 的细胞排列与前者不同,扫描电镜下观察可以看到类似书架一样成列存在的结构。

1.2 细胞膜

组成 MMPs 的每个单细胞都具革兰氏阴性细菌的双层膜结构^[23,26,28,37-39]。在外膜和细胞质膜之间有时还可见一薄的肽聚糖层^[26,28]。人们运用冰冻蚀刻和超薄切片等技术对 MMPs 细胞膜的超微结构进行了观察^[26,39]。MMPs 的冰冻断裂复型技术主要显示了外膜的断裂面,在外膜的 P 面(POM, P-face of the outer membrane)上,膜内颗粒物主要聚集在细胞的锥底部位,即与外部环境接触的区域;而在细胞的锥面和锥底部

位,即细胞与细胞或与内部空间相连区域的P面外膜上,膜内颗粒物较少。在外膜的E面(EOM, E-face of the outer membrane)上,膜内颗粒物沿着细胞连接处朝有机体内部有一个梯度生长的趋势。基于膜内颗粒物位置的不同,Keim等推测锥底区域的颗粒物主要参与了细胞的新陈代谢交换^[26]。除此之外,对MMPs细胞膜的其他方面研究还未见报道。

1.3 鞭毛及运动

MMPs的运动器是鞭毛,周生于整个有机体表面,并着生在每个细胞朝向外部环境的区域^[23,28,40]。Silva等人对来自Araruama潟湖的MMPs的鞭毛研究发现,鞭毛呈螺旋管状,但是没有一个呈完整的螺旋结构。鞭毛纤维长度约为0.9—3.8 μm ,直径约为12.0—19.5 nm,这与一般细菌的鞭毛不同^[41]。超薄切片显示鞭毛纤维相互平行并且与有机体表面呈相同的角度。在鞭毛基部,可见一个比鞭毛纤维稍细的弯曲钩状体,它可能起到维持鞭毛纤维与有机体呈一定角度的作用^[41]。冰冻断裂显示有直径为50nm左右的大分子复合物存在于细胞质膜的P面和细胞外膜的E面上,该部位相当于鞭毛基体的位置^[41]。还有学者观察到了几乎没有鞭毛的MMPs,运动速度慢、运动能力弱,但是造成鞭毛缺失的原因未报道^[39-40]。

通过钨酸染色,可以清楚的观察到在磁小体的附近存在条纹状结构,而对照中没有条纹,这说明此结构中含有酯类物质。有学者提出假设认为,此结构参与了磁小体链在细胞膜上的定位以及调整磁小体链与鞭毛的角度的作用。但也有学者认为此假设有待于进一步的证明^[41]。

研究认为MMPs的运动是个体与组成细胞整体协调的运动,也是磁小体和鞭毛协调作用的结果。目前,发现MMPs在显微镜下的运动方式有4种:乒乓运动^[25-26,38-39],旋转^[27],自由移动^[26-27]和漫步^[26-27],其中在实验室高于地磁场的液滴边缘中可以观察到特征性的乒乓运动。MMPs的运动轨迹有2种:直线型和螺旋型^[25,27],这可能与MMPs单个组成细胞间的协调有关^[25]。

2 MMPs的胞内结构

2.1 磁小体

单细胞MTB中,常见的磁小体为铁氧化物型,而MMPs中的磁小体主要以铁硫化物型单磁畴晶体形式存在^[42]。磁小体形态多数不规则,但还是能显示出粗略的立方体、平行六面体、薄片状^[43]、筒状或者子弹头状^[5,28]。每个MMP包含300—1000^[23,37-38,44]个铁硫化物型磁小体不等。大小在30—130 nm之间^[28]。一些人报道磁小体在每个细胞中的分布是均一的,而有些学者观察到各个细胞之间分布着非均一的磁小体^[45]。Rodgers就发现每个单细胞中存在2—65(平均31个)个磁小体,而且来自MMPs的硫化铁晶体的大小分布曲线呈现一个几乎完美的高斯分布^[45]。MMPs的磁小体以平面群的方式排列在细胞质中,并且靠近聚集体的外围平行于细胞表面,这意味着每个磁小体面都以最大距离远离邻近细胞的面^[23,26,28,37-39]。最近,Wenter等人对德国北部Wadden海潮间带区域的MMPs进行了研究,发现该区的MMPs包含子弹头状的铁硫化物型磁小体^[30]。电子背散射衍射技术还观察到磁小体在每个细胞中都呈链状排列,而且各个磁小体的排列方向几乎是一致的^[30]。

虽然含铁硫化物型磁小体的MMPs较多,但Lins等在Itaipu潟湖中却发现了仅含子弹头状铁氧化物型磁小体的MMPs^[46],这是以前很少见到的。同时他们在同一个环境中还发现了即包含铁硫化物型又包含铁氧化物型磁小体的MMPs^[27,47],而且两种成分的磁小体在同一条链上,这表明磁小体链的形成不依赖于磁小体的成分^[48]。

对MMPs磁小体的生物矿化研究证明,MMPs磁小体的合成是一个生物控制成矿的过程^[33,37,45,47,49-52],成熟的磁小体除铁、硫元素外,往往还含有砷、镉、锰、铈等元素^[33]。MMPs中磁小体的合成过程一般开始于一颗铁氧化物型的晶核,然后在晶核的外部开始包被无定形结构的铁氧成分,最后添加的才是铁硫成分的包被^[53]。

最近在中国青岛海域潮间带发现的MMPs含有的磁小体全都是铁氧成分,形态有子弹头状和方形,其形成可能有别于上述过程。如何在同一细胞内合成两种不同形态的磁颗粒是细胞生物学和生物矿质化过程研

究领域中具有挑战性的科学问题。

2.2 胞内颗粒物

MMPs 细胞中富含核糖体,偶尔可以观察到拟核^[28]。最为常见是细胞中的颗粒状内含物,主要有 3 种:大的非 PHA 脂质颗粒、小的 PHA 颗粒、多聚磷颗粒^[26,28]。

3 生活史

与一般生物生活史开始于一个单细胞不同,已发现活的 MMPs 均呈多细胞状态^[28,37]。在渗透压变化或氧气梯度改变的环境胁迫下可裂解出单个细胞^[28,31,37-39,54-55],但是单个细胞不能运动,也不能存活和增殖^[56]。长期的观察发现,MMPs 存在不同的形态,有球形、卵球形^[27-28,39]和“8”字形^[27,39]。因此,有学者猜测这些不同形态的 MMPs 代表了不同的生活史阶段:首先球形 MMPs 通过组成细胞体积的不断增大,然后组成细胞同步分裂形成双倍细胞数目的但体积未有大变动的卵球形聚集体。随后,卵球形聚集体分裂成“8”字形的两个子聚集体,两个子聚集体之间通过轻微的扭转而分裂成两半,形成两个单独的与母聚集体结构一样的球形 MMPs^[31,57]。由于 MMPs 目前尚未得到纯培养,所有研究的样品都是来自环境中直接收集得到的,因此对其生活史还缺乏更为全面的了解。至今为止,在原核生物中仅发现粘细菌的子实体阶段为多细胞形式存在^[28],而 MMPs 独特的多细胞生活史使得它们的进化位置难以确定。

4 MMPs 生态分布及分类地位

4.1 MMPs 的分布特点

迄今为止,MMPs 只在有一定盐度的水体或者沉积物中发现,还没有在淡水中发现类似有机体^[7,20,23,28,30]。对于 MMPs 的生态学研究主要集中在 MMPs 的时空分布变化上^[27,30,40,58-59]。在同一采样点不同深度的水层或泥层中,MMPs 的数量存在差异^[40]。数据显示,无论水环境还是底泥环境,MMPs 只是分布于具有轻微还原硫浓度的厌氧层中,集中在位于有氧无氧界面下方很薄的一层内^[27,30,40,59-60]。

样品采集后,可以在实验室条件下进行保存和暂养,一般在两周内观察还有生活的 MMPs,巴西学者观察到活的 MMPs 最长可达 42d^[27]。并且,他们还发现随时间变化,同一泥层中的 MMPs 数量存在较大的变化,不同泥层变化幅度也有差异^[27]。

4.2 MMPs 的分类地位

1993 年,美国学者首次利用分子生物学技术对美国海岸的花瓣型 MMPs 进行了分类定位,通过 MMPs16S rDNA 的克隆测序结果表明,MMPs 与 δ -Proteobacteria 中的硫酸盐还原菌 *Desulfosarcina variabilis* 最为相近(89%)^[61]。对同一地点不同时间(1991 年和 1992 年)的 MMPs 样品的 16S rDNA 进行了比较研究,结果相似度大于 99%,说明两样品中的 MMPs 为同一种^[53]。2004 年,美国学者 Simmons 对同一地点采集的外形相似的花瓣型 MMPs 的 16S rDNA 序列进行分析,得到了 5 条序列,差异在 5% 之上,FISH 结果验证了此地区 MMPs 16S rDNA 序列的多样性,同时 FISH 结果还显示每个 MMPs 只结合一种探针,表明 MMPs 个体的组成细胞包含相同的核糖体小亚基。因此,Simmons 认为应该将 MMPs 归为 δ -变形菌纲中的硫酸盐还原菌中的一个新属,而不是单一的一个种^[34]。Keim 等学者对巴西潟湖 MMPs 的 16S rDNA 序列的 PCR-DGGE 结果显示,巴西潟湖中的 MMPs 属于同一种,是 δ -变形菌纲中的硫酸盐还原菌的一类,与 *Desulfococcus biacutus* 相似性为 91%,而与 *Desulfococcus multivorans* 相似性达 92%,但是,MMPs 属于哪个属还是很难确定。因此,他们将巴西潟湖中 MMPs 定名为“*Candidatus Magnetoglobus multicellularis*”,表明其分类地位仍未确定^[40]。最近德国学者对德国 Wadden 海潮间带中的 MMPs 的 16S rDNA 测序结果表明,此地区的 MMPs 均属于同一种,但是与已有细菌的序列相差大于 4% 的结果表明此 MMPs 是硫酸盐还原菌中的一个新属,并且计划命名为“*Candidatus Magnetomorum litorale*”。同时,他们还探测到 MMPs 细胞内的硫酸盐还原相关功能基因,这使得 MMPs 与硫酸盐还原菌的关系最为相近的猜想得到了有一个证据支持^[30]。但是,有学者认为 δ -Proteobacteria 在细菌进化分支上并不深,又由于 MMPs 形态结构的特殊性,MMPs 的进化位置仍需要进一步研究^[62]。

5 MMPs 在生物地球化学循环中的作用

海洋环境中,铁的存在形态按照颗粒大小可分为 3 类:即溶解态、颗粒态和胶体。其总量并不少,但生物

可直接利用的铁仅占总量的 1% 左右,是初级生产力的一个限制因子。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%,而 MTB 中铁可占整个细胞干重的 3.8%,是一般菌体的 100 多倍。研究发现多种趋磁原生生物体内含有类似磁小体的颗粒。因此,他们推测这些原生生物可能直接摄取了 MTB,然后在其食物泡内消化磁小体,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。目前,有研究已经证实原生动物可以捕食 MMPs,之后在其酸性囊泡中消化降解 MMPs 中的磁小体,将磁小体中的铁转化成为生物可利用的铁,并释放到环境中有利于生物的直接利用。因此,MMPs 在铁的生物地球化学循环中可能起着重要作用^[63]。

已有的研究认为 MMP 的磁小体是以铁硫化物型成分为主^[42]。已研究发现的趋磁细菌以含有铁氧化物型的磁小体为主,含有铁硫化物型的磁小体的趋磁细菌很少,且仅存在于海洋趋磁细菌中^[23,25,49,59,61]。具有铁硫化物型的磁小体,说明 MMPs 在生物地球化学循环中至少参加了 Fe 和 S 两种元素的循环,这在生态学上具有重要的研究价值。

另外,与其他具有铁氧化物型磁小体的 MTB 大多属于 α -*Proteobacteria* 亚纲不同,大多数 MMPs 磁小体成分为铁硫化物型,属于 δ -*Proteobacteria*^[61],有学者提出,铁氧化物型磁小体和铁硫化物型磁小体的趋磁细菌可能具有不同的进化起源^[61],因此,有关 MMPs 在生命起源研究中作用的问题上,学者们提出了不同的猜想。研究证实,某些种类的硫酸盐还原细菌富含脂类颗粒还可以产生甲烷,比如前面提到的 *Desulfosarcina variabilis*^[64],产甲烷作用在海底热液区被认为利用地热产生的 CO₂ 合成甲烷^[65-67],现在已经有报道在富含硫、铁及其他重金属的海底热液区发现了相当数量的硫酸盐还原细菌^[67],同时,也有学者猜测,这些利用 S 元素的海底群落很有可能在光合作用出现之前就已经存在^[65]。结合 MMPs 具有特殊的铁硫成分的磁小体、富含脂类物质以及在厌氧硫化咸水环境生活的特点,推测 MMPs 可能在蓝细菌产生之前就已经存在,这对地球上生命起源以及古海洋的研究具有重大的意义。另外,还有学者提出,由于 MMPs 的生活在地磁场下咸水区的低氧硫化环境,这与早期火星的环境十分相似,因此推测火星上很有可能存在与 MMPs 类似的多细胞生物^[62]。

6 展望

自发现以来,有关 MMPs 的研究已经取得了重要进展,所有研究都表明 MMPs 是研究多细胞性、生物矿化及原核生物进化的一个重要模式生物。但很多方面的研究还只是局限于观察阶段,这方面最大的困难是 MMPs 目前还未能得到纯培养,这限制了对 MMPs 的深入研究。因此,MMPs 纯化培养问题的解决是研究 MMPs 的重要条件。

MMPs 的特殊生活史。MMPs 为何以多细胞状态存在,这种多细胞的原核生物形态存在的意义有多大是目前迫切需要了解但却难以回答的问题。

MMPs 的细胞分化。在原核生物中,现在认为粘细菌的子实体阶段是多细胞形式并且存在细胞分化。蓝细菌异形胞也存在细胞形态和功能分化、发育过程。但是,在 MMPs 的组成细胞是否存在分化的问题上,至今没有一个明确的答案^[28]。现阶段的研究结果表明 MMPs 的组成细胞在形态上没有出现差别,但是并不能因此就断定它们没有分化,而只是单纯的细胞聚集。迄今为止尚未有发现可以生活的 MMPs 的单细胞^[31],MMPs 的单个细胞在自然环境下裂解出来后不能运动也不能生存,这是否预示着细胞间存在代谢的相互依赖或者是代谢活动的分化?这是否可以说明 MMPs 的组成细胞可能已经出现了初步的分化现象?这种初步的分化可能是原核生物所特有的,也可能是生物进化中的一个中间阶段。这个问题的解决将会回答许多像原核生物和真核生物的进化关系等生物进化上的重要问题。

另外,MMPs 的分布和生态学意义也是目前值得探讨的问题。最近,在我国不同海域潮间带及沿海湖泊中发现了数量较多、形态多样的 MMPs。在中国海域 MMPs 是普遍存在的,并具有一定的生态学意义。

总之,有关 MMPs 的研究还有许多未解决的问题,并且对于这些问题的解决将使得我们对于趋磁细菌存在形式的多样性更为肯定,使得对趋磁细菌的研究和应用更为广泛和深入。

References:

- [1] Bellini S. Further studies on "magnetosensitive bacteria". *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2009, 27(1): 6-12.
- [2] Bellini S. On a unique behavior of freshwater bacteria. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2009, 27(1): 3-5.
- [3] Frankel R B. The discovery of magnetotactic/magnetosensitive bacteria. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2009, 27(1): 1-2.
- [4] Blakemore R P. Magnetotactic bacteria. *Science*, 1975, 190(4212): 377-379.
- [5] Faivre D, Schüller D. Magnetotactic bacteria and magnetosomes. *Chemical Reviews*, 2008, 108(11): 4875-4898.
- [6] Blakemore R P. Magnetotactic bacteria. *Comments Molecular and Cell Biophysics*, 1982, 1(5): 293-310.
- [7] Pan H, Wu H, Xiao T. Progress in the study of magnetotactic bacteria ecology. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(4): 2107-2114.
- [8] Esquivel D M S, Lins de Barros H G P. Motion of Magnetotactic Microorganisms. *Journal of Experimental Biology*, 1986, 121(1): 153-163.
- [9] Mann S, Sparks N H C, Board R G. Magnetotactic bacteria-microbiology, biomineralization, paleomagnetism and biotechnology. *Advances in Microbial Physiology*, 1990, 31: 125-181.
- [10] 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.
- [11] Xing S E, Pan H M, Zhu K L, Xiao T, Wu L F. Diversity of marine magnetotactic bacteria in the Huiquan bay near Qingdao City. *High Technology Letters*, 2008, 18(3): 312-317.
- [12] Wang Z F, Gao J, Xiao T, Yue H D, Wu L F. Advances in molecular biology of magnetotactic bacteria. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2006(2): 287-291.
- [13] Lin W, Tian L X, Pan Y X. Formation of Magnetosomes in magnetotactic bacteria. *Microbiology Bulletin*, 2006, 33(3): 133-137.
- [14] Gao J, Pan H M, Wu L F, Yue H D, Xiao T. Analysis of magnetic properties of a novel marine magnetotactic strain YSC-1. *Marine Sciences*, 2006(1): 11-16.
- [15] Pan Y X, Deng C L, Liu Q S, Petersen N, Zhu R X. Biminerallization and magnetic characteristic of magnetosomes in magnetotactic bacteria. *Chinese Science Bulletin*, 2004, 49(24): 2505-2510.
- [16] Gao M Y, Dai X Y, Liu Y L, Peng K F, Jia R F. Progress of magnetotactic bacterium growth and magnetosomes synthesis. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2004(2): 194-196.
- [17] Gao J, Sun S, Xiao T. Research progress on marine magnetotactic bacteria. *Marine Science*, 2003(6): 21-24.
- [18] Wu X L, Dou Y W. Studies on a magnetotactic vibrio and magnetosome. *Journal of Nanjing University (Natural Sciences)*, 1999, 35(6): 745-749.
- [19] Pan H, Zhu K, Song T, Yu-Zhang K, Lefèvre C, Xing S, Liu M, Zhao S, Xiao T, Wu L F. Characterization of a homogeneous taxonomic group of marine magnetotactic cocci within a low tide zone in the China Sea. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(5): 1158-1164.
- [20] Lefèvre C, Bernadac A, Zhang Y-K, Pradel N, Wu L F. Isolation and characterization of a magnetotactic bacterial culture from the Mediterranean Sea. *Environmental Microbiology*, 2009, 11(7): 1646-1657.
- [21] Zhang W Y, Zhang S D, Xiao T, Pan Y X, Wu L F. Geographical distribution of magnetotactic bacteria. 2010, 31(2): 450-458.
- [22] Schüller D, Frankel R B. Bacterial magnetosomes: Microbiology, biomineralization and biotechnological applications. *Applied Microbiology Biotechnology*, 1999, 52(4): 464-473.
- [23] Farina M, Lins de Barros H, Esquivel D M S, Danon J. Ultrastructure of a magnetotactic microorganism. *Biology of Cell*, 1983, 48(193): 85-88.
- [24] Farina M, Esquivel D M S, Lins de Barros H. Magnetic iron-sulphur crystals from a magnetotactic microorganism. *Nature*, 1990, 343(6255): 256-258.
- [25] Rodgers F G, Blakemore R P, Blakemore N A, Frankel R B, Bazylinski D A, Maratea D, Rodgers C. Intercellular structure in a many-celled magnetotactic prokaryote. *Archives of Microbiology*, 1990, 154(1): 18-22.
- [26] Keim C N, Abreu F, Lins U, Lins de Barros H, Farina M. Cell organization and ultrastructure of a magnetotactic multicellular organism. *Journal of Structural Biology*, 2004, 145(3): 254-252.
- [27] Keim C N, Lopes Martins J, Lins de Barros H, Lins U, Farina M. Structure, behavior, ecology and diversity of multicellular magnetotactic prokaryotes. In: Schüller ed, *Magnetoreception and magnetosomes in bacteria*, 2007: 103-132.
- [28] Rodgers F G, Blakemore R P, Blakemore N A, Frankel R B, Bazylinski D A, Maratea D, Rodgers C. Intercellular structure in a many-celled magnetotactic prokaryote. *Archives of Microbiology*, 1990, 154(1): 18-22.
- [29] Greenberg M, Canter K, Mahler I, Tornheim A. Observation of magnetoreceptive behavior in a multicellular magnetotactic prokaryote in higher than

- geomagnetic fields. *Biophysical Journal*, 2005, 88(2): 1496-1499.
- [30] Wenter R, Wanner G, Schuler D, Overmann J. Ultrastructure, tactic behaviour and potential for sulfate reduction of a novel multicellular magnetotactic prokaryote from North Sea sediments. *Environmental Microbiology*, 2009, 11(6): 1493-1505.
- [31] Keim C N, Martins J L, Abreu F, Rosado A S, Lins de Barros H, Borojevic R, Lins U, Farina M. Multicellular life cycle of magnetotactic prokaryotes. *FEMS Microbiology Letters* 2004, 240(2): 203-208.
- [32] Keim C N, Marcos F, Lins U. Magnetoglobus, magnetic aggregates in anaerobic environments. *Microbe*, 2007, 2(9): 437-445.
- [33] Edwards K J, Bazylinski D A. Intracellular minerals and metal deposits in prokaryotes. *Geobiology*, 2008, 6(3): 309-317.
- [34] Simmons S L, Edwards K J. Unexpected diversity in populations of the many-celled magnetotactic prokaryote. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(1): 206-215.
- [35] Lins U, Freitas F, Keim C N, Lins de Barros H, Esquivel D M S, Farina M. Simple homemade apparatus for harvesting uncultured magnetotactic microorganisms. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2003, 34(2): 111-116.
- [36] Lefèvre C, Bernadac A, Pradel N, Wu L F, Yu-Zhang K, Xiao T, Yonnet J P, Lebouc A, Song T, Fukumori Y. Characterization of mediterranean magnetotactic bacteria. *Journal of Ocean University of China (Oceanic and Coastal Sea Research)*, 2007, 6(4): 355-359.
- [37] Farina M, Henrique D M S E, Lins de Barros H G P. Magnetic iron-sulphur crystals from a magnetotactic microorganism. *Nature*, 1990, 343: 256-258.
- [38] Lins de Barros H G, Esquivel D M, Farina M. Magnetotaxis. *Science Progress*, 1990, 74(295): 347-359.
- [39] Lins U, Farina M. Organization of cells in magnetotactic multicellular aggregates. *Microbiological Research*, 1999, 154(1): 9-13.
- [40] Abreu F, Martins J L, Silveira T S, Keim C N, Lins de Barros H G P, Filho F J G, Lins U. 'Candidatus magnetoglobus multicellularis', a multicellular, magnetotactic prokaryote from a hypersaline environment. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2007, 57(6): 1318-1322.
- [41] Silva K T, Abreu F, Almeida F P, Keim C N, Farina M, Lins U. Flagellar apparatus of south-seeking many-celled magnetotactic prokaryotes. *Microscopy Research and Technique*, 2007, 70(1): 10-17.
- [42] Bazylinski D A, Frankel R B. Magnetosome formation in prokaryotes. *Nature Reviews Microbiology*, 2004, 2(3): 217-230.
- [43] Schüller D. Formation of magnetosomes in magnetotactic bacteria. *Journal of Molecular Microbiology and Biotechnology*, 1999, 1(1): 79-86.
- [44] Lins U, Farina M, Lins de Barros H G P. Contribution of electron spectroscopic imaging to the observation of magnetic bacteria magnetosomes. *Microscopia Electronica Y Biología Celular*, 1992, 16: 151-162.
- [45] Pósfai M, Cziner K, Márton E, Márton P, Buseck P R, Frankel R B, Bazylinski D A. Crystal-size distributions and possible biogenic origin of Fe sulfides. *European Journal of Mineralogy*, 2001, 13(4): 691-703.
- [46] Lins U, Keim C N, Evans F F, Farina M, Buseck P. Magnetite (Fe_3O_4) and greigite (Fe_3S_4) crystals in multicellular magnetotactic prokaryotes. *Geomicrobiology Journal*, 2007, 24(1): 43-50.
- [47] Lins U, Farina M. Amorphous mineral phases in magnetotactic multicellular aggregates. *Archives Microbiology*, 2001, 176(5): 323-328.
- [48] Bazylinski D A, Frankel R B, Heywood B R, Mann S, King J W, Donaghay P L, Hanson A K. 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.
- [49] Heywood B R, Bazylinski D A, Garratt-Reed A, Mann S, Frankel R B. Controlled biosynthesis of greigite (Fe_3S_4) in magnetotactic bacteria. *Naturwissenschaften*, 1990, 77(11): 536-538.
- [50] Abreu F, Silva K T, Farina M, Keim C N, Lins U. Greigite magnetosome membrane ultrastructure in 'Candidatus Magnetoglobus multicellularis'. *International microbiology*, 2008, 11: 75-80.
- [51] Pósfai M, Buseck P R, Bazylinski D A, Frankel R B. Iron sulfides from magnetotactic bacteria: structure, composition, and phase transitions. *American Mineralogist*, 1998, 83: 1469-1481.
- [52] Bazylinski D A and Frankel R B. Biologically controlled mineralization in prokaryotes. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 2003, 54(1): 217-247.
- [53] Bazylinski D A, Garratt-Reed A J, Abedi A, Frankel R B. Copper association with iron sulfide magnetosomes in a magnetotactic bacterium. *Archives of Microbiology*, 1993, 160(1): 35-42.
- [54] Lins U, Kachar B, Farina M. Imaging faces of shadowed magnetite (Fe_3O_4) crystals from magnetotactic bacteria with energy-filtering transmission electron microscopy. *Microscopy Research and Technique*, 1999, 46(4/5): 319-324.
- [55] Mann S, Sparks N H, Board R G. Magnetotactic bacteria: microbiology, biomineralization, palaeomagnetism and biotechnology. *Advances in Microbial Physiology*, 1990, 31: 125-81.
- [56] Abreu F, Silva K T, Martins J L, Lins U. Cell viability in magnetotactic multicellular prokaryotes. *International microbiology*, 2006, 9(4): 267-272.

- [57] Winklhofer M, Abracado L G, Davila A F, Keim C N, Lins de Barros H G P. Magnetic optimization in a multicellular magnetotactic organism. *Biophysical Journal*, 2007, 92(2): 661-670.
- [58] Moskowitz B M, Bazylinski D A, Egli R, Frankel R B, Edwards K J. Magnetic properties of marine magnetotactic bacteria in a seasonally stratified coastal pond (Salt Pond, MA, USA). *Geophysical Journal International*, 2008, 174(1): 75-92.
- [59] Simmons S L, Sievert S M, Frankel R B, Bazylinski D A, Edwards K J. Spatiotemporal distribution of marine magnetotactic bacteria in a seasonally stratified coastal salt pond. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(10): 6230-6239.
- [60] Simmons S L, Edwards K J. The contribution of magnetotactic bacteria reduced iron flux in stratified marine environments. *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, 2006, 70(18): A591-A591.
- [61] Delong E F, Frankel R B and Bazylinski D A. Multiple evolutionary origins of magnetotaxis in bacteria. *Science*, 1993, 259(5096): 803-806.
- [62] Davila A F, Winklhofer M, McKay C. Multicellular magnetotactic prokaryote as a target for life search on mars. 38th Lunar and Planetary Science Conference, (Lunar and Planetary Science XXXVIII), held March 12-16, 2007 in League City, Texas. LPI Contribution No. 1338: 1495.
- [63] Martins J L, Silveira T S, Abreu F, Silva K T, Da Silva-Neto I D, Lins U. Grazing protozoa and magnetosome dissolution in magnetotactic bacteria. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(11): 2775-2781.
- [64] Shcherbakova V A, Vainshtein M B. Methane production by the sulfate-reducing bacterium *Desulfosarcina variabilis*. *Microbiology*, 2000, 69(3): 277-280.
- [65] Dang H Y, Song L S, Li T G, Qin Y SH. Progresses in the studies of seafloor deep biosphere microorganisms. *Advances in Earth Science*. 2005, 20(12): 1306-1313.
- [66] Huang J F, Zeng L P, Zhou H B. Influence of microorganisms in deep-sea hydrothermal vents on the behavior of mineral elements. *Ecology and Environment*. 2006, 15(1): 175-185.
- [67] Xiao T, Chen D. Microbial progress at deep sea hydrothermal vents. *Marine Sciences*, 1998, 6: 11-15.

参考文献:

- [7] 潘红苗, 武洪庆, 肖天. 趋磁细菌生态学研究进展. *生态学报*, 2009, 29(4): 2107-2114.
- [11] 邢素娥, 潘红苗, 朱开玲, 吴龙飞, 肖天. 青岛汇泉湾海洋趋磁细菌多样性研究. *高技术通讯*, 2008, 18(3): 312-317.
- [12] 王子峰, 高峻, 肖天, 岳海东, 吴龙飞. 趋磁细菌的分子生物学研究进展. *应用与环境生物学报*, 2006(2): 287-291.
- [13] 林巍, 田兰香, 潘永信. 趋磁细菌磁小体研究进展. *微生物学通报*, 2006, 33(3): 133-137.
- [14] 高峻, 潘红苗, 吴龙飞, 岳海东, 肖天. 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.
- [15] 潘永信, 邓成龙, 刘青松, Petersen N, 朱日祥. 趋磁细菌磁小体的生物矿化作用和磁学性质研究进展. *科学通报*, 2004, 49(24): 2505-2510.
- [16] 高梅影, 戴顺英, 刘艳, 彭可凡, 贾蓉芬. 从武汉印染厂废水淤泥中分离出的趋磁细菌的生长与磁小体形成过程. *应用与环境生物学报*, 2004(2): 194-196.
- [17] 高峻, 孙松, 肖天. 海洋趋磁细菌研究进展. *海洋科学*, 2003(6): 21-24.
- [18] 吴小玲, 都有为. 一种趋磁弧菌及其磁小体特性的研究. *南京大学学报: 数学半年刊*, 1999, 35(6): 745-749.
- [21] 张文燕, 张圣姐, 肖天, 潘永信, 吴龙飞. 趋磁细菌地域分布特征. *环境科学*, 2010, 31(2): 450-458.
- [65] 党宏月, 宋林生, 李铁刚, 秦蕴珊. 海底深部生物圈微生物的研究进展. *地球科学进展*, 2005, 20(12): 1306-1313.
- [66] 黄菊芳, 曾乐平, 周洪波. 深海热液喷口微生物对矿物元素行为的影响. *生态环境*, 2006, 15(1): 175-185.
- [67] 肖天, 陈騫. 深海热液活动区的微生物作用. *海洋科学*, 1998, 6: 11-15.