

ISSN 1000-0933

CN 11-2031/Q

# 生态学报

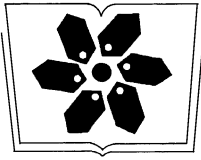
## Acta Ecologica Sinica



第32卷 第5期 Vol.32 No.5 **2012**

中国生态学学会  
中国科学院生态环境研究中心  
科学出版社

主办  
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

# 生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 32 卷 第 5 期      2012 年 3 月 (半月刊)

## 目 次

淀山湖富营养化过程的统计学特征 .....	程 曦, 李小平, 陈小华 (1355)
拟水狼蛛对食物中镉的吸收和排泄及生物学响应 .....	张征田, 张光铎, 张虎成, 等 (1363)
接种后共培养时间对丛枝菌根喜树幼苗喜树碱含量的影响 .....	于 洋, 于 涛, 王 洋, 等 (1370)
沙尘暴发生日数与空气湿度和植物物候的关系——以民勤荒漠区为例 .....	常兆丰, 王耀琳, 韩福贵, 等 (1378)
西藏牦牛 mtDNA D-loop 区的遗传多样性及其遗传分化 .....	张成福, 徐利娟, 姬秋梅, 等 (1387)
红松阔叶混交林林隙土壤水分分布格局的地统计学分析 .....	李 猛, 段文标, 陈立新, 等 (1396)
黄土丘陵区子午岭不同植物群落下土壤氮素及相关酶活性的特征 .....	邢肖毅, 黄懿梅, 黄海波, 等 (1403)
毛竹高速生长期土壤碳氮动态及其微生物特性 .....	王雪芹, 张奇春, 姚槐应 (1412)
长期 N 添加对典型草原几个物种叶片性状的影响 .....	黄菊莹, 余海龙, 袁志友, 等 (1419)
接种 AMF 对菌根植物和非菌根植物竞争的影响 .....	张宇亭, 王文华, 申 鸿, 等 (1428)
福州大叶榕隐头果内的小蜂群落结构与多样性 .....	吴文珊, 陈友铃, 蔡美满, 等 (1436)
不同生境朝鲜淫羊藿生长与光合特征 .....	张永刚, 韩 梅, 韩忠明, 等 (1442)
基于日均温度的华山松径向生长敏感温度研究 .....	封晓辉, 程瑞梅, 肖文发, 等 (1450)
长江三峡库区蝶类群落的等级多样性指数 .....	马 琦, 李爱民, 邓合黎 (1458)
甜瓜幼苗叶片光合变化特性 .....	韩瑞锋, 李建明, 胡晓辉, 等 (1471)
双季稻田种植不同冬季作物对甲烷和氧化亚氮排放的影响 .....	唐海明, 肖小平, 帅细强, 等 (1481)
古尔班通古特沙漠西部地下水位和水质变化对植被的影响 .....	曾晓玲, 刘 彤, 张卫宾, 等 (1490)
流溪河水库颗粒有机物及浮游动物碳、氮稳定同位素特征 .....	宁加佳, 刘 辉, 古滨河, 等 (1502)
采用本土蔬菜种子替代水堇评价污泥有机肥腐熟度 .....	刘颂颂, 许田芬, 吴启堂, 等 (1510)
人为营养物质输入对汉丰湖不同营养级生物的影响——稳定 C、N 同位素分析 .....	李 斌, 王志坚, 金 丽, 等 (1519)
流沙湾海草床海域浮游植物的时空分布及其影响因素 .....	张才学, 陈慧妍, 孙省利, 等 (1527)
福寿螺的过冷却研究 .....	赵本良, 章家恩, 罗明珠, 等 (1538)
水稻生育期对褐飞虱和白背飞虱卵巢发育及起飞行为的影响 .....	陈 宇, 傅 强, 赖凤香, 等 (1546)
绿盲蝽越冬卵的耐寒能力 .....	卓德干, 李照会, 门兴元, 等 (1553)
陆桥岛屿环境下社鼠种群数量的估算方法 .....	张 旭, 鲍毅新, 刘 军, 等 (1562)
北京市居民食物消费碳足迹 .....	吴 燕, 王效科, 逯 非 (1570)
社会经济系统磷物质流分析——以安徽省含山县为例 .....	傅银银, 袁增伟, 武慧君, 等 (1578)
内陆河流域试验拍卖水权定价影响因素——以黑河流域甘州区为例 .....	邓晓红, 徐中民 (1587)
<b>专论与综述</b>	
台风对森林的影响 .....	刘 斌, 潘 澜, 薛 立 (1596)
海洋酸化对珊瑚礁生态系统的影响研究进展 .....	张成龙, 黄 晖, 黄良民, 等 (1606)
三种外来入侵斑潜蝇种间竞争研究进展 .....	相君成, 雷仲仁, 王海鸿, 等 (1616)
沉积物生源要素对水体生态环境变化的指示意义 .....	于 宇, 宋金明, 李学刚, 等 (1623)
异化 Fe(III) 还原微生物研究进展 .....	黎慧娟, 彭静静 (1633)
<b>问题讨论</b>	
锡林郭勒盟生态脆弱性 .....	徐广才, 康慕谊, Marc Metzger, 等 (1643)
<b>研究简报</b>	
哥斯达黎加外海夏季表层浮游动物种类组成及分布 .....	刘必林, 陈新军, 贾 涛, 等 (1654)



**封面图说:** 气候变暖下的北极冰盖——自从 1978 年人类对北极冰盖进行遥感监测以来, 北极冰正以平均每年 8.5% 的速度持续缩小, 每年 1500 亿吨的速度在融化。这使科学家相信, 冰盖缩小的根本原因是全球变暖。北极的冰盖消失, 让更大面积的深色海水暴露出来, 使海水吸收更多太阳热辐射反过来又加剧冰盖融化。由于北极冰的加速融化, 北冰洋的通航已经成为 21 世纪初全球最重要的自然地理事件和生态事件。从这张航片可以看到北极冰缘正在消融、开裂崩塌的现状。

彩图提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201101240118

黎慧娟, 彭静静. 异化 Fe(III) 还原微生物研究进展. 生态学报, 2012, 32(5): 1633-1642.

Li H J, Peng J J. Recent advances in studies on dissimilatory Fe(III)-reducing microorganisms. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(5): 1633-1642.

## 异化 Fe(III) 还原微生物研究进展

黎慧娟<sup>1, 2, \*</sup>, 彭静静<sup>1, 2</sup>

(1. 中国科学院城市环境研究所城市环境与健康重点实验室, 厦门 361021; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要:**铁是地壳中含量第四丰富的元素, 微生物介导的异化铁还原是自然界中 Fe(III) 还原的主要途径。介绍了 Fe(III) 还原菌的分类及多样性, 总结了 Fe(III) 还原菌还原铁氧化物机制及其产能代谢机制, 概述了 Fe(III) 还原菌的生态环境意义, 并对未来 Fe(III) 还原菌的分子生态学研究方向提出了探索性的建议。

**关键词:**呼吸型异化铁还原菌; 发酵型异化铁还原菌; *Geobacter*; *Shewanella*; 功能基因

### Recent advances in studies on dissimilatory Fe(III)-reducing microorganisms

LI Huijuan<sup>1, 2, \*</sup>, PENG Jingjing<sup>1, 2</sup>

1 Key Lab of Urban Environment and Health, Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences, Xiamen 361021, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** Iron is the fourth most abundant element in the Earth's crust. Microbially mediated dissimilatory Fe(III) reduction is the major process for Fe(III) reduction in anoxic environment. This review introduces the classification and the diversity of dissimilatory Fe(III)-reducing microorganisms. There are two major groups of Fe(III)-reducing microorganisms; one is microorganisms which could conserve energy to support growth from Fe(III) reduction, and the other is those which could not conserve energy to support growth from Fe(III) reduction. Dissimilatory Fe(III)-reducing microorganisms are interspersed throughout Bacteria, Archaea and Fungi and have physiological diversity. *Geobacter* and *Shewanella* are the two most well studied genera among all the Fe(III)-reducing microorganisms. This also summarizes the strategies that dissimilatory Fe(III)-reducing bacteria use to transfer electron to extracellular Fe(III) oxide minerals as well as the energy-generating central metabolism models of dissimilatory Fe(III)-reducing bacteria. Direct contact, cellular appendage production, electron shuttling and chelation are the four potential strategies for the respiration of dissimilatory Fe(III)-reducing bacteria. In *Geobacter*, acetate and other electron donors are completely oxidized via the tricarboxylic acid (TCA) cycle, generating ATP primarily from oxidative phosphorylation, while substrate-level phosphorylation is the primary source of energy conservation during anaerobic respiration of *Shewanella*. In addition, the environmental significances of dissimilatory Fe(III)-reducing microorganisms are reviewed. Fe(III)-reducing microorganisms might be one of the first, if not the first, of microbes involved in microbial respiration in the archaean biosphere, which contributes to the decomposition of organic matter in modern sedimentary environments and inhibition of methane production, exerts a broad range of impacts on the behavior of trace elements and have great potential in the bioremediation and microbial fuel cells. Finally, perspectives in the molecular ecology of dissimilatory Fe(III)-reducing bacteria studies are proposed, e. g. the community structure of dissimilatory Fe(III)-reducing bacteria in paddy soils, the contribution of dissimilatory Fe(III)-reducing bacteria in the C-Fe-N coupling and the mechanism of dissimilatory Fe(III)-reducing bacteria in the

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(41090282)

收稿日期: 2011-01-24; 修订日期: 2011-06-07

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hjli@iue.ac.cn

bioremediation with electrode and solar energy.

**Key Words:** respirative dissimilatory Fe(III)-reducing microorganisms; fermentative dissimilatory Fe(III)-reducing microorganisms; *Geobacter*; *Shewanella*; functional markers

铁是地壳中含量第四丰富的元素,仅次于氧、硅、铝,占地壳总重量的 5.1%。在自然界中,铁以多种化合价存在于各种氧化还原电位环境中,如 0、+2、+3、+6,最常见的价态是+2 和+3,因此,与硅、铝不同,铁是一种十分活跃的元素。在非硫土壤和沉积物中,铁氧化还原循环是重要的生物地球化学过程。

自然界中 Fe(III)还原生成 Fe(II)一直被认为主要是一个化学过程。直到 20 世纪 80 年代末 90 年代初,可以通过还原 Fe(III)获得能量用于生长的微生物陆续得到分离<sup>[1-5]</sup>,微生物介导的异化铁还原才被认为是自然界中铁还原的主要途径。和硫酸盐还原、硝酸盐还原及二氧化碳还原相比,异化铁还原及异化铁还原菌的研究开始得较晚,但进展十分迅速,因此本文将对近年来异化 Fe(III)还原菌的分类及多样性、还原铁氧化物机制、代谢产能机制及其生态环境意义等方面的研究进行综述,并对未来研究方向提出探索性的建议,旨在为今后异化 Fe(III)还原菌方面的研究提供基础。

## 1 异化铁还原菌的分类

异化铁还原菌(dissimilatory Fe(III)-reducing microorganisms)是指在代谢过程中以 Fe(III)为外在电子受体,把 Fe(III)还原成 Fe(II)的微生物<sup>[6]</sup>。根据参与的铁还原菌是否可以通过还原铁获得能量用于生长,异化铁还原菌可分为两大类,呼吸型异化铁还原菌(respirative dissimilatory Fe(III)-reducing microorganisms)和发酵型异化铁还原菌(fermentative dissimilatory Fe(III)-reducing microorganisms)<sup>[6]</sup>。呼吸型异化铁还原菌是指在呼吸过程中以 Fe(III)作为最终的电子受体,把 Fe(III)还原成 Fe(II),并贮存能量用于生长的微生物。目前,有关异化铁还原菌的研究主要集中于呼吸型异化铁还原菌。但是,并不是所有的异化铁还原菌都能通过还原 Fe(III)获得能量用于生长,比如发酵型异化铁还原菌。发酵型异化铁还原菌是指在有机物的发酵过程中以 Fe(III)为电子库(electron sink),使 NAD(P)H 氧化,以便其再循环的微生物<sup>[7]</sup>。发酵型异化铁还原菌通过 NAD(P)H 与 Fe(III)的氧化还原耦合,底物水平磷酸化产生 ATP,在这个过程中,Fe(III)还原产生的吉布斯自由能只是副产物,而不是发酵微生物生长所必需的;电子供体提供的绝大部分的还原当量(reducing equivalent)转移到了发酵产物和氢气,只有少量(约 5%)被传递给 Fe(III)<sup>[7]</sup>。因此,与呼吸型异化铁还原菌相比,发酵型异化铁还原菌被认为在铁的生物地球化学循环中作用较小。其实,早在 20 世纪 50—70 年代,研究者就发现在土壤中存在大量的发酵型铁还原菌,如 *Bacillus* spp. 和 *Clostridium* spp.<sup>[8-9]</sup>。目前,从环境中也已经分离得到数株发酵型铁还原菌<sup>[10-13]</sup>。而有些铁还原菌既可以进行发酵型铁还原,又可以进行呼吸型铁还原,如 *Bacillus* spp.<sup>[14-15]</sup>。

## 2 异化铁还原菌的多样性

### 2.1 异化铁还原菌的生物多样性

铁还原菌广泛存在于各种厌氧环境中,包括细菌、古菌和真菌<sup>[6,16]</sup>(表 1)。大部分铁还原菌为嗜温菌,少数铁还原菌可以在极端温度下生存,如 4 °C 或 121 °C,而铁还原古菌大多可以在高温环境下生存,如温泉<sup>[6]</sup>。

大多数铁还原菌生活在中性环境下,但目前在酸性及碱性环境下也都有分离到铁还原菌。*Alkaliphilus metalliredigens* 是从碱性环境中分离出的第一株异化铁还原菌<sup>[17]</sup>。*Bacillus* sp. Strain SFB 可以在 pH 值为 11.0 的条件下生存,是目前报道的耐碱性最高的铁还原菌<sup>[15]</sup>。*Acidithiobacillus ferrooxidans*, *Acidiphilium cryptum*, *Serratia* sp. 和 *Anaeromyxobacter* sp. 是从酸性环境中分离或富集到的铁还原菌,能够在较低的 pH 值条件下生长<sup>[18-21]</sup>。

*Geobacteraceae* 是厌氧环境中分布最广泛的铁还原菌。在生物修复中,添加有机物通常能刺激 *Geobacter* spp. 的大量富集<sup>[22]</sup>。*Geobacteraceae* 在环境中的大量分布可能与此类微生物大都可以利用乙酸作为电子供

体有关<sup>[6]</sup>。兼性厌氧铁还原菌通常不能利用乙酸作为电子供体,如 *Shewanella*, *Aeromonas* 和 *Ferrimonas*<sup>[23-24]</sup>, 不过,研究表明,有些兼性厌氧铁还原菌是可以利用乙酸作为电子供体的。*Pantoea agglomerans* SP1 是分离得到的第一株可以利用乙酸作为电子供体的嗜温兼性厌氧铁还原菌<sup>[25]</sup>。

表 1 已知的异化铁还原菌<sup>[16]</sup>  
Table 1 Fe(Ⅲ)-reducing microorganisms<sup>[16]</sup>

	呼吸型铁还原菌 Respirative dissimilatory Fe(Ⅲ)-reducing microorganisms		发酵型铁还原菌 Fermentative dissimilatory Fe(Ⅲ)-reducing microorganisms	
	属 Genera	门(纲) Phylum (Class)	属 Genera	门(纲) Phylum (Class)
细菌 Bacteria	<i>Ferribacterium</i>	Proteobacteria (β)	<i>Actinomucor</i>	Proteobacteria (γ)
	<i>Rhodoferax</i>	Proteobacteria (β)	<i>Aerobacter</i>	Proteobacteria (γ)
	<i>Aquaspirillum</i>	Proteobacteria (β)	<i>Pseudomonas</i>	Proteobacteria (γ)
	<i>Shewanella</i>	Proteobacteria (γ)	<i>Escherichia</i>	Proteobacteria (γ)
	<i>Ferrimonas</i>	Proteobacteria (γ)	<i>Serratia</i>	Proteobacteria (γ)
	<i>Aeromonas</i>	Proteobacteria (γ)	<i>Vibrio</i>	Proteobacteria (γ)
	<i>Pantoea</i>	Proteobacteria (γ)	<i>Paracolibacterium</i>	Proteobacteria (γ)
	<i>Pelobacter</i>	Proteobacteria (δ)	<i>Rhodobacter</i>	Proteobacteria (α)
	<i>Anaeromyxobacter</i>	Proteobacteria (δ)	<i>Thiobacillus</i>	Proteobacteria (β)
	<i>Geothermobacter</i>	Proteobacteria (δ)	<i>Wolinella</i>	Proteobacteria (ε)
	<i>Desulfuromusa</i>	Proteobacteria (δ)	<i>Bacteroides</i>	Bacteroidetes
	<i>Geobacter</i>	Proteobacteria (δ)	<i>Clostridium</i>	Firmicutes
	<i>Desulfuromonas</i>	Proteobacteria (δ)	<i>Bacillus</i>	Firmicutes
	<i>Sulfurospirillum</i>	Proteobacteria (ε)	<i>Sulfolobus</i>	Aquificae
	<i>Geospirillum barnesii</i>	Proteobacteria (ε)	<i>Desulfobacter</i> *	Proteobacteria (δ)
	<i>Geovibrio</i>	Deferribacteres	<i>Desulfobacterium</i> *	Proteobacteria (δ)
	<i>Deferribacter</i>	Deferribacteres	<i>Desulfobulbus</i> *	Proteobacteria (δ)
	<i>Desulfutobacterium</i>	Firmicutes	<i>Desulfovibrio</i> *	Proteobacteria (δ)
	<i>Bacillus</i>	Firmicutes	<i>Desulfomicrobium</i> *	Proteobacteria (δ)
	<i>Geothrix</i>	Acidobacterium	<i>Desulfotomaculum</i> *	Firmicutes
	<i>Thermoterrabacterium</i>	Gram positive		
	<i>Deinococcus</i>	Gram positive		
	<i>Alkaliphilus</i>	Gram positive		
<i>Thermotoga</i>	Thermotogales			
<i>Thermus</i>	Green nonsulfur			
古菌 Archaea	<i>Archaeoglobus</i>	Euryarchaeota	<i>Sulfolobus</i>	Crenarchaeota
	<i>Methanococcus</i>	Euryarchaeota	<i>Acidianus</i>	Crenarchaeota
	<i>Methanopyrus</i>	Euryarchaeota		
	<i>Pyrococcus</i>	Euryarchaeota		
	<i>Pyrodictium abyssi</i>	Crenarchaeota		
	<i>Geoglobus</i>	Euryarchaeota		
	<i>Ferroglobus</i>	Euryarchaeota		
	<i>Pyrobaculum</i>	Crenarchaeota		
真菌 Fungi			<i>Fusarium</i>	Eukaryota
			<i>Alternaria</i>	Eukaryota

\* 硫还原菌

尽管目前已经从环境中分离得到众多的 Fe(Ⅲ)还原菌,但 Fe(Ⅲ)还原菌通用的功能基因尚未获得。高通量基因芯片 GeoChip 包含的只有 *Geobacter* 和 *Shewanella* 等已知的铁还原菌,因此,它也无法检测到环境中所有的铁还原菌。也许 Fe(Ⅲ)还原菌不存在一个通用的功能基因,以 *Geobacter* 和 *Shewanella* 为例,虽然它们都以细胞色素 c 为主要电子传递蛋白,但关键蛋白的同源性并不强,因此,具有一个通用的功能基因不大可能。

## 2.2 异化铁还原菌生理学多样性

### 2.2.1 电子供体

有机酸是铁还原菌常见的电子供体。但是,不同的铁还原菌利用有机酸的能力不同。如上所述,*Geobacter* 通常能利用乙酸作为电子供体,而 *Shewanella* 几乎不能利用乙酸作为电子供体,但大多能利用乳酸作为电子供体。*Geobacter* 不同种利用电子供体情况也各不相同。比如,*G. sulfurreducens* 只能利用氢气和乙酸作为电子供体,而 *G. metallireducens* 除乙酸外还可以利用苯甲醛、苯甲酸、苯甲醇、丁醇、丁酸、*p*-甲酚、乙醇、*p*-羟基苯甲醛、*p*-羟基苯甲酸、*p*-羟基苯甲醇、异丁酸、异戊酸、苯酚、丙酸、丙醇、丙酮酸、甲苯及戊酸等等,但不能利用氢气作为电子供体;*G. chappellei* 可以把乳酸完全氧化成二氧化碳,*G. hydrogenophilus* 和 *G. grbiciae* 可以利用甲酸作为电子供体,而 *G. sulfurreducens* 和 *G. metallireducens* 都不能利用甲酸和乳酸作为电子供体(表2)<sup>[26]</sup>。

表2 不同 *Geobacter* 电子受体/供体利用比较<sup>[26]</sup>

Table 2 Phenotypic differences among *Geobacter*<sup>[26]</sup>

	<i>G. metallireducens</i> GS-15 <sup>T</sup>	<i>G. hydrogenophilus</i> H-2 <sup>T</sup>	<i>G. grbiciae</i> TACP-2 <sup>T</sup>	<i>G. sulfurreducens</i>	<i>G. chappellei</i> 172 <sup>T</sup>
电子供体 Electron donors oxidized with Fe(III)					
氢气 H <sub>2</sub>	否	是	是	是	否
甲酸 Formate	否	是	是	否	是
乙酸 Acetate	是	是	是	是	是
丙酸 Propionate	是	是	是	否	否
乙醇 Etha 否 1	是	是	是	否	是
乳酸 Lactate	否	否	否	否	是
苯甲酸 Benzoate	是	是	是	否	否
其他 Other electron donors used	Butyrate, valerate, isovalerate, toluene, phenol, <i>p</i> -cresol, benzaldehyde, pyruvate	Butyrate, pyruvate, succinate	Toluene, pyruvate, butyrate	—	—
电子受体 Electron acceptors	Mn(IV), nitrate, U(VI), AQDS, humic substances	Fumarate, U(VI)	AQDS	S <sup>0</sup> , fumarate, malate, Co(III)	Mn(IV), U(VI), fumarate

与 *Geobacteraceae* 不同,兼性厌氧铁还原菌 *Rhodospirillum rubrum* 可以直接把柠檬酸和糖类,如,葡萄糖、果糖、蔗糖、甘露糖、木糖、纤维二糖等等完全氧化成二氧化碳,同时还原 Fe(III)<sup>[27]</sup>,不需要依靠发酵微生物来提供电子供体。

氢气也是一个重要的电子供体。事实上,氢气是最早发现的可用于支持 Fe(III)还原菌生长的电子供体。目前分离出来的许多铁还原菌都可以利用氢气作为电子供体。

### 2.2.2 电子受体

除了 Fe(III)外,铁还原菌还可以利用其它金属如 Mn(IV)、U(VI)、氧气、胞外醌、含硫化合物、硝酸盐、延胡索酸、含氯化合物和电极等作为电子受体<sup>[6]</sup>(表2)。

## 2.3 主要的异化铁还原菌

在众多的异化铁还原菌中,目前研究得最系统和深入的异化铁还原菌是 *Geobacter* 和 *Shewanella*。美国马萨诸塞州立大学的 Lovley 教授是最早研究异化铁还原菌的科学家之一,他领导的研究小组对 *Geobacter* 进行了细致的研究(<http://www.geobacter.org/>);而由美国多个大学及研究机构联合成立的 *Shewanella* Federation 则对 *Shewanella* 展开了深入的研究(<http://www.shewanella.org/>)。

### 2.3.1 *Geobacter*

*Geobacter* 属于  $\delta$ -变形杆菌纲,它是最早发现的可以完全氧化有机物并获得能量用于生长的异化铁还原菌

之一,广泛存在于各种厌氧环境中。*Geobacter* 为严格厌氧菌,因此分离较为困难,不过如今仍然已经分离得到十几个种,其中八个种已经完成全基因组测序。在已经分离到的 *Geobacter* 中, *G. metallireducens* 和 *G. sulfurreducens* 是研究最深入的两种菌。*G. metallireducens*, 最初命名为 GS-15, 分离自美国马里兰波拖马可河 (Potomac River) 底泥,是最早分离出来的呼吸型异化铁还原菌<sup>[1,28]</sup>。*G. sulfurreducens* PCA, 分离自美国俄克拉何马州一被烃污染的沟渠,是分离到的第一株既能耦合氧化乙酸又能氧化氢气的铁还原菌<sup>[5]</sup>。

### 2.3.2 *Shewanella*

*Shewanella* 属于  $\gamma$ -变形杆菌纲,广泛分布于各种生态环境中,包括腐败的食物<sup>[24]</sup>。第 1 株 *Shewanella* 是 1931 年是从变质的黄油中分离得到的,最开始被命名为 *Achromobacter putrefaciens*。此后几经易名,到 1985 年才最终确定命名为 *S. putrefaciens*<sup>[29]</sup>。但是直到 1988 年,Myers 和 Nealson<sup>[3]</sup>报道了 *S. oneidensis* MR-1(最初命名为 *Alteromonas putrefaciens*) 可以异化还原铁锰氧化物,*Shewanella* 才被广泛关注。目前,*Shewanella* 已经分离出 48 个种,其中 23 个种已经完成了全基因组测序<sup>[24,29-31]</sup>。尽管 *Shewanella* 可以在非海洋环境中培养,但是大多数还是从海洋(特别是深海)中分离得到的<sup>[30]</sup>;在实验室条件下,许多 *Shewanella* 还是需要添加盐才能达到最大生长速率。*S. oneidensis* MR-1 分离自纽约市淡水湖 Oneida 湖,但是研究发现,此湖很可能之前被海水入侵过。这表明有些从淡水湖分离得到的菌株很可能也是起源于海洋的<sup>[29]</sup>。与 *Geobacter* 不同,*Shewanella* 不能利用乙酸作为电子供体,但是却十分偏爱利用乳酸作为电子供体<sup>[24]</sup>。*Shewanella* 是兼性厌氧菌,在有氧气存在的条件下,可以迅速生长,故易于分离和培养<sup>[24]</sup>,它与大肠杆菌 *Escherichia* 起源较近,因此,可以利用研究大肠杆菌的方法研究 *Shewanella*<sup>[29]</sup>。

## 3 异化铁还原菌还原铁氧化物的机制

不溶性铁氧化物的还原机制与可溶性铁的还原机制不同。可溶性铁可以进入铁还原菌细胞内还原,而不溶性铁氧化物则无法进入细胞内,只能在胞外还原,因此这需要额外的或其它的蛋白把电子从铁还原菌细胞内传递给胞外的电子受体 Fe(III)。研究表明 *G. metallireducens* 只有生长在不溶 Fe(III) 条件下才产生鞭毛<sup>[32]</sup>。Ding 等<sup>[33]</sup>通过对蛋白组学的比较研究发现,*G. sulfurreducens* 生长在不溶性铁氧化条件下比生长在可溶性的柠檬酸铁条件下有 269 个蛋白表达更丰富,而这些蛋白大多与能量代谢有关,如电子转移蛋白(细胞色素 c, Pila)。

异化铁还原过程伴随着电能的产生,因此近年来越来越多的研究关注异化铁还原机制。目前,对异化铁还原机制的解释主要有:(1)直接接触,即通过细胞外膜蛋白与不溶性铁氧化物接触,直接传递电子;(2)导电附属物,即产生细胞附属物,通过附属物与不溶性铁氧化物接触,进而传递电子;(3)螯和作用,即小分子络合物与不溶性铁氧化物作用形成可溶性复合体,进而把不溶性铁氧化物转运给铁还原菌;(4)电子穿梭体,即铁还原菌还原氧化型电子穿梭体(胞内或胞外)产生还原型电子穿梭体,还原型电子穿梭体再把电子传递给不溶性铁氧化物,重新形成氧化型电子穿梭体<sup>[34-36]</sup>(图 1)。然而,在实际环境中这 4 种机制的贡献还并不是很清楚<sup>[37]</sup>。由于不能产生电子穿梭体及络合物,*Geobacter* 通常被认为主要是通过直接接触<sup>[38]</sup>或通过产生鞭毛<sup>[32]</sup>来还原不溶性铁氧化物。而对 *Shewanella* 和 *Geothrix* 来说,直接接触可能并不是还原不溶性铁氧化物的主要途径,因为它们能分泌电子穿梭体或螯合物,比如醌、有机配位基、黑色素和黄素等,也能产生纳米电线<sup>[34,37,39-40]</sup>。外膜细胞色素 c 在 *Shewanella* 胞外电子传递中起着决定性的作用<sup>[41-42]</sup>,研究表明外膜细胞色素 c 突变体无法还原铁氧化物,在微生物燃料电池中也无法产生电流<sup>[34]</sup>。

## 4 异化铁还原菌的产能代谢机制

与其它厌氧微生物不同,异化铁还原菌具有完整的三羧酸循环代谢途径。研究发现,*Geobacteraceae* 通过三羧酸循环代谢乙酸及其它有机电子供体,经由氧化磷酸化产生能量(图 2)<sup>[43]</sup>。*Geobacteraceae* 的柠檬酸合酶(三羧酸循环中的关键酶)与真核生物的柠檬酸合酶具有高度的同源性,而与原核生物中的二聚柠檬酸合酶不同,它没有柠檬酸甲酯合酶活性<sup>[44]</sup>。而此前被认为是通过丝氨酸-异柠檬酸裂解酶代谢的 *S. oneidensis* 也已经被证实具有完整的三羧酸代谢途径<sup>[45]</sup>,但是三羧酸循环并不是 *Shewanella* 代谢的主要途径,底物水平

磷酸化才是其代谢的主要途径(图3)<sup>[45-47]</sup>。

## 5 异化铁还原菌的生态环境意义

### 5.1 可能参与最古老的呼吸方式

地质数据表明,异化铁还原很可能是地球上最早的呼吸方式,它可能比其它的呼吸形式,如硫酸盐还原,硝酸盐还原,或好氧呼吸更早进化<sup>[48]</sup>。此外,极端嗜热铁还原菌在现代生态系统的广泛存在也间接表明异化铁还原在地球早期很可能是重要的呼吸方式<sup>[49]</sup>。采用先进的分子生物学技术,如基因组学、蛋白组学及生理学相结合的研究方法,也许能揭示相关铁还原菌在生态系统中的进化过程<sup>[50]</sup>。

### 5.2 分解有机物

氧气是微生物分解有机物时最先利用的电子受体。氧气耗尽后,微生物依次利用的电子受体为  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{Mn(VI)}$ 、 $\text{Fe(III)}$ 、 $\text{SO}_4^{2-}$  和  $\text{CO}_2$ 。其中,  $\text{Fe(III)}$  是重要的电子受体。这一方面是由于铁氧化物本身在生态系统中的含量十分丰富;另一方面,生物扰动可以使  $\text{Fe(III)}$  反复再生活化。在海洋生态系统中,一个铁原子在生物扰动作用下要被氧化还原 100—300 次才最终被埋藏在沉积物中<sup>[51]</sup>。研究表明,在深水湖泊中异化铁还原对有机物分解的贡献可达 44%<sup>[52-53]</sup>,而在无定形铁氧化物含量更丰富的深海区域,有机碳矿化中异化铁还原的贡献可达 75%<sup>[54]</sup>。

### 5.3 抑制甲烷产生

如前所述,在有机物分解中,  $\text{Fe(III)}$  是厌氧生境中重要的电子受体,并将优先于  $\text{CO}_2$  被利用,从而抑制甲烷的产生。研究表明,在水稻土中添加 15—30 g/kg 无定形铁氧化物,甲烷产生可被抑制 43%—84%<sup>[55-56]</sup>。

### 5.4 影响微量金属的迁移

铁矿通常伴随着其它微量金属元素,同时铁氧化物(特别是无定形铁氧化物)具有很强的吸附性,通常能吸附大量的金属元素。而铁氧化物的还原性溶解将使其自身失去吸附能力,与此同时,还原溶解的  $\text{Fe(II)}$  可能会与释放的微量金属元素竞争环境中其它的吸附位点,因此,铁氧化物的还原将促进伴生或吸附的微量金属的迁移<sup>[57]</sup>。不过,释放出来的微量元素也有可能吸附或共沉淀到新形成的含  $\text{Fe(II)}$  沉淀,比如菱铁矿、蓝铁矿、绿锈等<sup>[57]</sup>。总之,异化铁还原将通过改变吸附、沉淀平衡及结合的有机颗粒的固-液分配间接影响微量金属元素的形态。

### 5.5 生物修复

除了  $\text{Fe(III)}$  外,铁还原菌还可以利用很多重金属(如铀)、卤代有机物(如四氯化碳)和电极作为电子受体<sup>[6,29]</sup>,以及有机污染物,如苯和芳香族化合物作为电子供体<sup>[6,58]</sup>,因此,铁还原菌在生物修复中具有重要作用。电极是生物修复有机物污染土壤或沉积物有效途径,因为它不仅便宜、耐用,且它既可以吸附有机污染物,同时也能附着大量微生物,使有机污染物-降解微生物-电子受体位于同一空间,所以能加速多环芳烃的

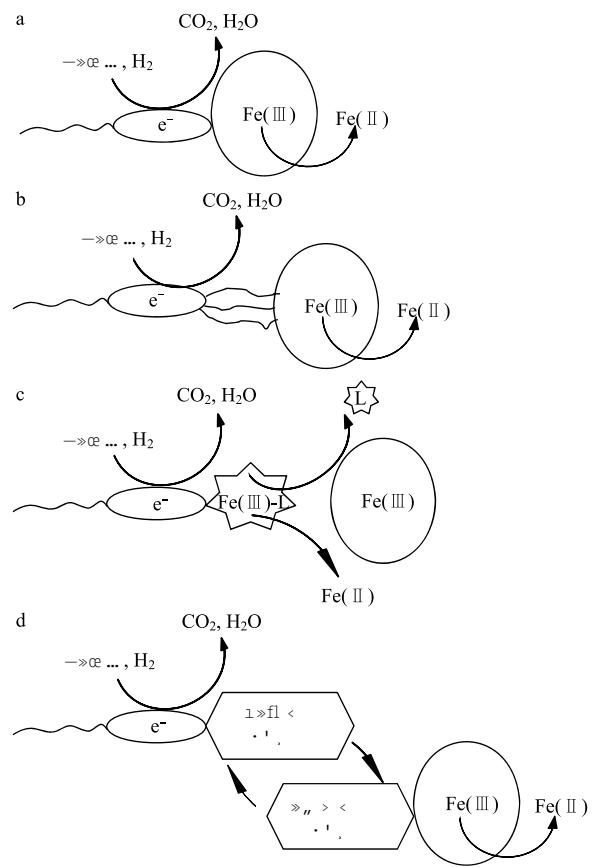


图1 异化铁还原的可能机制<sup>[35]</sup>

Fig. 1 Microbial strategies mediating electron transfer to insoluble  $\text{Fe(III)}$  oxides<sup>[35]</sup>

a 直接接触,铁还原菌外膜蛋白直接与不溶性  $\text{Fe(III)}$  接触;b 导电附属物,细胞附属物(如导电的纤毛)在不溶性  $\text{Fe(III)}$  与铁还原菌之间形成桥梁,促进电子转移;c 螯合物,小分子络合物(L)与不溶性  $\text{Fe(III)}$  作用形成  $\text{Fe(III)-L}$  复合体,把不溶性  $\text{Fe(III)}$  转运给铁还原菌(进行胞内或胞外还原);d 电子穿梭体,铁还原菌还原氧化型电子穿梭体(胞内或胞外)产生还原型电子穿梭体,还原型电子穿梭体再把电子传递给不溶性  $\text{Fe(III)}$ ,重新形成氧化型电子穿梭体



降解<sup>[59]</sup>。

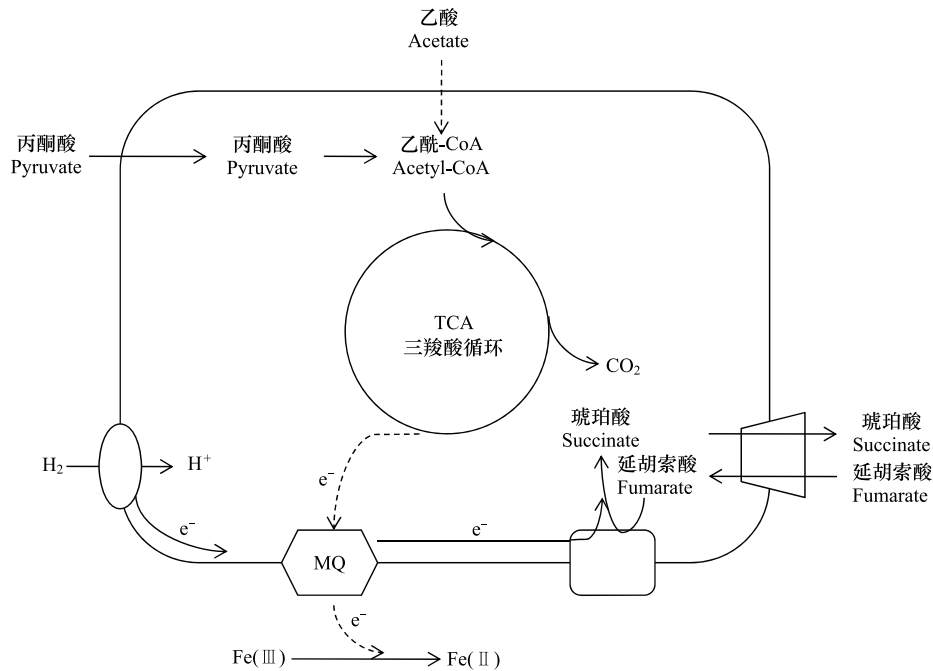


图 2 不同电子供体/电子受体时 *G. sulfurreducens* 代谢途径<sup>[43]</sup>

Fig. 2 Metabolism of *G. sulfurreducens* with respect to possible electron and carbon donors, and electron acceptors<sup>[43]</sup>

MQ: 甲基萘醌库 Menaquinone pool

### 5.6 开发微生物燃料电池

微生物燃料电池 (microbial fuel cells, MFCs) 是一种以微生物作为催化剂, 将有机物的化学能转化成电能的先进能源技术。研究发现, 铁还原菌 *Geobacteraceae* 除了能以不溶性的铁氧化物作为电子受体, 同时也可以电极作为电子受体, 产生电能<sup>[60-61]</sup>。除了 *Geobacteraceae* 外, 其它铁还原菌也可以利用电极作为电子受体, 如 *R. ferrireducens*, *Geothrix fermentans*, *Desulfobulbus propionicus*<sup>[27,62-63]</sup>。以碳微管/铁氧化物 (carbon nanotube (CNT)/ $\gamma$ -FeOOH) 为阴极的微生物燃料电池, 通过与 Fenton 反应的结合, 可以有效的降解偶氮染料橙黄 II (Organge II)<sup>[64]</sup>。

### 6 展望

尽管目前对 Fe(III) 还原菌已有大量研究, 但国内在这方面的研究还相对较少; 国外研究大多关注于海洋、湖泊、沼泽等生态系统, 对水稻土中 Fe(III) 还原菌的研究却比较少。Fe(III) 还原菌形态各异, 营养类型多样, 且目前还未获得 Fe(III) 还原菌通用的功能基因, 这极大的阻碍了对其在生态系统中的原位研究; 如果能借助日益先进的分子生物学技术找到功能基因, 这将大大促进 Fe(III) 还原菌的研究及在生物修复等方面的应

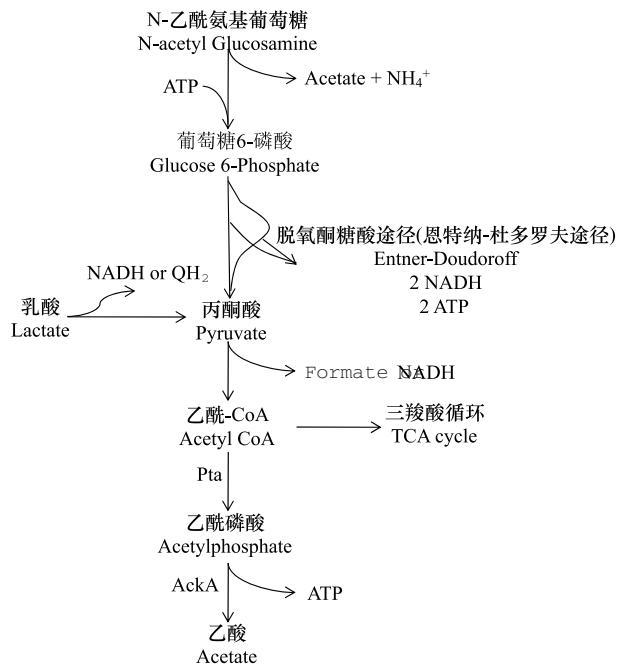


图 3 *S. oneidensis* 代谢途径<sup>[47]</sup>

Fig. 3 Simplified model of *S. oneidensis* central metabolism<sup>[47]</sup>

糖酵解通过恩特纳-杜多罗夫途径产生 2 分子丙酮酸。在好氧条件下, 丙酮酸脱羧产生乙酰-CoA 和 NADH, 然后进入三羧酸循环。在厌氧条件下, 丙酮酸脱羧产生乙酰-CoA 和甲酸, 乙酰-CoA 在磷酸转乙酰酶和乙酸激酶的催化下转化成乙酸; QH<sub>2</sub> 为还原态醌

用。我国拥有大面积的水稻田,因此十分有必要深入了解水稻土中的 Fe(Ⅲ)还原菌的多样性;且水稻土是一个特殊的淡水生境类型,受人为管理,如大量施肥及周期性的淹水-排水,这些行为是否会影响 Fe(Ⅲ)还原菌的群落结构也值得进一步研究。

Fe(Ⅲ)还原菌既是生态系统中碳循环的驱动者,同时又是氮循环的重要参与者。Fe(Ⅲ)还原菌如 *Geobacter* 除了可以还原铁氧化物外,还参与  $\text{NO}_3^-$ -依赖型铁 Fe(Ⅱ)氧化;Fe(Ⅲ)- $\text{NH}_4^+$  很可能也具有氧化还原耦合关联。此外,Fe(Ⅲ)还原菌如 *Geobacter* 具有固氮酶,而固氮菌如 *Clostridia* 同时也是 Fe(Ⅲ)还原菌。总之,Fe(Ⅲ)还原菌与 C、N 代谢有密切联系。深入研究微生物介导的 C-Fe-N 耦合机制,探究 Fe(Ⅲ)还原菌在生态系统 C、N 代谢中的生态意义将推动对整个生态系统的生物地球化学循环的了解。

Fe(Ⅲ)还原菌在生物修复中具有巨大的潜力,研究 Fe(Ⅲ)还原菌在生物修复中的应用,开发出既经济又高效的修复途径对于人类生态系统的健康发展具有重要意义。除了通过单一的添加电子供体刺激 Fe(Ⅲ)还原菌生长来提高污染物去除率外,电极及太阳能在 Fe(Ⅲ)还原菌生物修复中的作用机制及应用还需进一步研究。

#### References:

- [ 1 ] Lovley D R, Stolz J F, Nord G L, Phillips E J P. Anaerobic production of magnetite by a dissimilatory iron-reducing microorganism. *Nature*, 1987, 330(6145): 252-254.
- [ 2 ] Lovley D R, Phillips E J P. Novel mode of microbial energy metabolism; organic carbon oxidation coupled to dissimilatory reduction of iron or manganese. *Applied and Environmental Microbiology*, 1988, 54(6): 1472-1480.
- [ 3 ] Myers C R, Nealson K H. Bacterial manganese reduction and growth with manganese oxide as the sole electron-acceptor. *Science*, 1988, 240(4857): 1319-1321.
- [ 4 ] Caccavo F Jr, Blakemore R P, Lovley D R. A hydrogen-oxidizing, Fe(Ⅲ)-reducing microorganism from the Great Bay Estuary, New-Hampshire. *Applied and Environmental Microbiology*, 1992, 58(10): 3211-3216.
- [ 5 ] Caccavo F Jr, Lonergan D J, Lovley D R, Davis M, Stolz J F, Mcinerney M J. *Geobacter sulfurreducens* Sp-Nov, a hydrogen-oxidizing and acetate-oxidizing dissimilatory metal-reducing microorganism. *Applied and Environmental Microbiology*, 1994, 60(10): 3752-3759.
- [ 6 ] Lovley D R, Holmes D E, Nevin K P. Dissimilatory Fe(Ⅲ) and Mn(Ⅳ) reduction//Poole R K, ed. *Advances in Microbial Physiology*. Amsterdam; Elsevier, 2004; 219-286.
- [ 7 ] Lovley D R. Dissimilatory Fe(Ⅲ) and Mn(Ⅳ) reduction. *Microbiological Reviews*, 1991, 55(2): 259-287.
- [ 8 ] Bromfield S M. Reduction of ferric compounds by soil bacteria. *Journal of General Microbiology*, 1954, 11(1): 1-6.
- [ 9 ] Hammann R, Ottow J C G. Reductive dissolution of  $\text{Fe}_2\text{O}_3$  by saccharolytic *Clostridia* and *Bacillus polymyxa* under anaerobic Conditions. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 1974, 137(2): 108-115.
- [ 10 ] Dobbin P S, Carter J P, San Juan C G S, von Hobe M, Powell A K, Richardson D J. Dissimilatory Fe(Ⅲ) reduction by *Clostridium beijerinckii* isolated from freshwater sediment using Fe(Ⅲ) maltol enrichment. *FEMS Microbiology Letters*, 1999, 176(1): 131-138.
- [ 11 ] Park H S, Kim B H, Kim H S, Kim H J, Kim G T, Kim M, Chang I S, Park Y K, Chang H I. A novel electrochemically active and Fe(Ⅲ)-reducing bacterium phylogenetically related to *Clostridium butyricum* isolated from a microbial fuel cell. *Anaerobe*, 2001, 7(6): 297-306.
- [ 12 ] Scala D J, Hacherl E L, Cowan R, Young L Y, Kosson D S. Characterization of Fe(Ⅲ)-reducing enrichment cultures and isolation of Fe(Ⅲ)-reducing bacteria from the Savannah River site, South Carolina. *Research in Microbiology*, 2006, 157(8): 772-783.
- [ 13 ] Lin B, Hyacinthe C, Bonneville S, Braster M, van Cappellen P, Röling W F M. Phylogenetic and physiological diversity of dissimilatory ferric iron reducers in sediments of the polluted Scheldt estuary, Northwest Europe. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(8): 1956-1968.
- [ 14 ] Boone D R, Liu Y T, Zhao Z J, Balkwill D L, Drake G R, Stevens T O, Aldrich H C. *Bacillus infernus* sp. nov, an Fe(Ⅲ)-reducing and Mn(Ⅳ)-reducing anaerobe from the deep terrestrial subsurface. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1995, 45(3): 441-448.
- [ 15 ] Pollock J, Weber K A, Lack J, Achenbach L A, Mormile M R, Coates J D. Alkaline iron(Ⅲ) reduction by a novel alkaliphilic, halotolerant, *Bacillus* sp isolated from salt flat sediments of Soap Lake. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2007, 77(4): 927-934.
- [ 16 ] Lin B. Composition and functioning of iron-reducing communities in two contrasting environments, i. e. a landfill leachate-polluted aquifer and estuarine sediments. Amsterdam; Vrije University, 2006.
- [ 17 ] Ye Q, Roh Y, Carroll S L, Blair B, Zhou J Z, Zhang C L, Fields M W. Alkaline anaerobic respiration; isolation and characterization of a novel alkaliphilic and metal-reducing bacterium. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(9): 5595-5602.
- [ 18 ] Kusel K, Dorsch T, Acker G, Stackebrandt E. Microbial reduction of Fe(Ⅲ) in acidic sediments; isolation of *Acidiphilium cryptum* JF-5 capable of coupling the reduction of Fe(Ⅲ) to the oxidation of glucose. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65(8): 3633-3640.
- [ 19 ] Ohmura N, Sasaki K, Matsumoto N, Saiki H. Anaerobic respiration using  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{S}^0$ , and  $\text{H}_2$  in the chemolithoautotrophic bacterium *Acidithiobacillus ferrooxidans*. *Journal of Bacteriology*, 2002, 184(8): 2081-2087.

- [20] Petrie L, North N N, Dollhopf S L, Balkwill D L, Kostka J E. Enumeration and characterization of iron (III)-reducing microbial communities from acidic subsurface sediments contaminated with uranium (VI). *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(12): 7467-7479.
- [21] Adams L K, Boothman C, Lloyd J R. Identification and characterization of a novel acidotolerant Fe(III)-reducing bacterium from a 3000-year-old acidic rock drainage site. *FEMS Microbiology Letters*, 2007, 268(2): 151-157.
- [22] Moon H S, McGuinness L, Kukkadapu R K, Peacock A D, Komlos J, Kerkhof L J, Long P E, Jaffe P R. Microbial reduction of uranium under iron- and sulfate-reducing conditions: effect of amended goethite on microbial community composition and dynamics. *Water Research*, 2010, 44(14): 4015-4028.
- [23] Knight V, Blakemore R. Reduction of diverse electron acceptors by *Aeromonas hydrophila*. *Archives of Microbiology*, 1998, 169(3): 239-248.
- [24] Nealson K, Scott J. Ecophysiology of the genus *Shewanella* // Dworkin M, Falkow S, Rosenberg E, Schleifer K, Stackebrandt E, eds. *The Prokaryotes*. New York: Springer, 2006: 1133-1151.
- [25] Francis C A, Obratsova A Y, Tebo B M. Dissimilatory metal reduction by the facultative anaerobe *Pantoea agglomerans* SP1. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(2): 543-548.
- [26] Coates J D, Bhupathiraju V K, Achenbach L A, McNerney M J, Lovley D R. *Geobacter hydrogenophilus*, *Geobacter chappellei* and *Geobacter grbiciae*, three new, strictly anaerobic, dissimilatory Fe(III)-reducers. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2001, 51(2): 581-588.
- [27] Finneran K T, Johnsen C V, Lovley D R. *Rhodoferrax ferrireducens* sp. nov., a psychrotolerant, facultatively anaerobic bacterium that oxidizes acetate with the reduction of Fe(III). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2003, 53(4): 669-673.
- [28] Lovley D R, Giovannoni S J, White D C, Champine J E, Phillips E J P, Gorby Y A, Goodwin S. *Geobacter metallireducens* gen. nov. sp. nov., a microorganism capable of coupling the complete oxidation of organic compounds to the reduction of iron and other metals. *Archives of Microbiology*, 1993, 159(4): 336-344.
- [29] Hau H H, Gralnick J A. Ecology and biotechnology of the genus *Shewanella*. *Annual Review of Microbiology*, 2007, 61: 237-258.
- [30] Fredrickson J K, Romine M F, Beliaev A S, Auchtung J M, Driscoll M E, Gardner T S, Nealson K H, Osterman A L, Pinchuk G, Reed J L, Rodionov D A, Rodrigues J L M, Saffarini D A, Serres M H, Spormann A M, Zhulin I B, Tiedje J M. Towards environmental systems biology of *Shewanella*. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, 6(8): 592-603.
- [31] Karpinetis T V, Romine M F, Schmoyer D D, Kora G H, Syed M H, Leuze M R, Serres M H, Park B H, Samatova N F, Uberbacher E C. *Shewanella* knowledgebase: integration of the experimental data and computational predictions suggests a biological role for transcription of intergenic regions. *Database*, 2010, doi:10.1093/database/baq012.
- [32] Childers S E, Ciuffo S, Lovley D R. *Geobacter metallireducens* accesses insoluble Fe(III) oxide by chemotaxis. *Nature*, 2002, 416(6882): 767-769.
- [33] Ding Y H, Hixson K K, Aklujkar M A, Lipton M S, Smith R D, Lovley D R, Mester T. Proteome of *Geobacter sulfurreducens* grown with Fe(III) oxide or Fe(III) citrate as the electron acceptor. *Biochimica et Biophysica Acta: Proteins and Proteomics*, 2008, 1784(12): 1935-1941.
- [34] Gorby Y A, Yanina S, McLean J S, Rosso K M, Moyles D, Dohnalkova A, Beveridge T J, Chang I S, Kim B H, Kim K S, Culley D E, Reed S B, Romine M F, Saffarini D A, Hill E A, Shi L, Elias D A, Kennedy D W, Pinchuk G, Watanabe K, Ishii S, Logan B, Nealson K H, Fredrickson J K. Electrically conductive bacterial nanowires produced by *Shewanella oneidensis* strain MR-1 and other microorganisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(30): 11358-11363.
- [35] Weber K A, Achenbach L A, Coates J D. Microorganisms pumping iron: anaerobic microbial iron oxidation and reduction. *Nature Reviews Microbiology*, 2006, 4(10): 752-764.
- [36] Gralnick J A, Newman D K. Extracellular respiration. *Molecular Microbiology*, 2007, 65(1): 1-11.
- [37] Burns J L, Ginn B R, Bates D J, Dublin S N, Taylor J V, Apkarian R P, Amaro-Garcia S, Neal A L, Dichristina T J. Outer membrane-associated serine protease involved in adhesion of *Shewanella oneidensis* to Fe(III) oxides. *Environmental Science and Technology*, 2010, 44(1): 68-73.
- [38] Nevin K P, Lovley D R. Lack of production of electron-shuttling compounds or solubilization of Fe(III) during reduction of insoluble Fe(III) oxide by *Geobacter metallireducens*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(5): 2248-2251.
- [39] Marsili E, Baron D B, Shikhare I D, Coursolle D, Gralnick J A, Bond D R. *Shewanella* secretes flavins that mediate extracellular electron transfer. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(10): 3968-3973.
- [40] von Canstein H, Ogawa J, Shimizu S, Lloyd J R. Secretion of flavins by *Shewanella* species and their role in extracellular electron transfer. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74(3): 615-623.
- [41] Bouhenni R A, Vora G J, Biffinger J C, Shirodkar S, Brockman K, Ray R, Wu P, Johnson B J, Biddle E M, Marshall M J, Fitzgerald L A, Little B J, Fredrickson J K, Beliaev A S, Ringeisen B R, Saffarini D A. The role of *Shewanella oneidensis* MR-1 outer surface structures in extracellular electron transfer. *Electroanalysis*, 2010, 22(7/8): 856-864.
- [42] Reardon C L, Dohnalkova A C, Nachimuthu P, Kennedy D W, Saffarini D A, Arey B W, Shi L, Wang Z, Moore D, McLean J S, Moyles D, Marshall M J, Zachara J M, Fredrickson J K, Beliaev A S. Role of outer-membrane cytochromes MtrC and OmcA in the biomineralization of ferrihydrite by *Shewanella oneidensis* MR-1. *Geobiology*, 2010, 8(1): 56-68.
- [43] Segura D, Mahadevan R, Juárez K, Lovley D R. Computational and experimental analysis of redundancy in the central metabolism of *Geobacter sulfurreducens*. *PLoS Computational Biology*, 2008, 4(2): e36-e36.

- [44] Bond D R, Mester T, Nesbo C L, Izquierdo-Lopez A V, Collart F L, Lovley D R. Characterization of citrate synthase from *Geobacter sulfurreducens* and evidence for a family of citrate synthases similar to those of eukaryotes throughout the Geobacteraceae. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(7): 3858-3865.
- [45] Tang Y J, Meadows A L, Kirby J, Keasling J D. Anaerobic central metabolic pathways in *Shewanella oneidensis* MR-1 reinterpreted in the light of isotopic metabolite labeling. *Journal of Bacteriology*, 2007, 189(3): 894-901.
- [46] Tang Y J, Martin H G, Deutschbauer A, Feng X Y, Huang R, Llorca X, Arkin A, Keasling J D. Invariability of central metabolic flux distribution in *Shewanella oneidensis* MR-1 under environmental or genetic perturbations. *Biotechnology Progress*, 2009, 25(5): 1254-1259.
- [47] Hunt K A, Flynn J M, Naranjo B, Shikhare I D, Gralnick J A. Substrate-level phosphorylation is the primary source of energy conservation during anaerobic respiration of *Shewanella oneidensis* Strain MR-1. *Journal of Bacteriology*, 2010, 192(13): 3345-3351.
- [48] Walker J C G. Suboxic diagenesis in banded iron formations. *Nature*, 1984, 309(5966): 340-342.
- [49] Kashefi K, Holmes D E, Lovley D R, Tor J M. Potential importance of dissimilatory Fe(III)-reducing microorganisms in hot sedimentary environments. *Geophysical Monograph*, 2004, 144(8): 199-211.
- [50] Konstantinidis K T, Serres M H, Romine M F, Rodrigues J L M, Auchtung J, McCue L A, Lipton M S, Obraztsova A, Giometti C S, Nealon K H, Fredrickson J K, Tiedje J M. Comparative systems biology across an evolutionary gradient within the *Shewanella* genus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(37): 15909-15914.
- [51] Canfield D E, Thamdrup B, Hansen J W. The anaerobic degradation of organic-matter in danish coastal sediments: iron reduction, manganese reduction, and sulfate reduction. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1993, 57(16): 3867-3883.
- [52] Roden E E, Wetzel R G. Kinetics of microbial Fe(III) oxide reduction in freshwater wetland sediments. *Limnology and Oceanography*, 2002, 47(1): 198-211.
- [53] Thomsen U, Thamdrup B, Stahl D A, Canfield D E. Pathways of organic carbon oxidation in a deep lacustrine sediment, Lake Michigan. *Limnology and Oceanography*, 2004, 49(6): 2046-2057.
- [54] Jensen M M, Thamdrup B, Rysgaard S, Holmer M, Fossing H. Rates and regulation of microbial iron reduction in sediments of the Baltic-North Sea transition. *Biogeochemistry*, 2003, 65(3): 295-317.
- [55] Jäckel U, Schnell S. Suppression of methane emission from rice paddies by ferric iron fertilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(11/12): 1811-1814.
- [56] Qu D, Ratering S, Schnell S. Microbial reduction of weakly crystalline iron (III) oxides and suppression of methanogenesis in paddy soil. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2004, 72(6): 1172-1181.
- [57] Borch T, Kretzschmar R, Kappler A, van Cappellen P, Ginder-Vogel M, Voegelin A, Campbell K. Biogeochemical redox processes and their impact on contaminant dynamics. *Environmental Science and Technology*, 2010, 44(1): 15-23.
- [58] Schleinitz K M, Schmeling S, Jehmlich N, von Bergen M, Harms H, Kleinstaub S, Vogt C, Fuchs G. Phenol degradation in the strictly anaerobic iron-reducing bacterium *Geobacter metallireducens* GS-15. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(12): 3912-3919.
- [59] Zhang T, Gannon S M, Nevin K P, Franks A E, Lovley D R. Stimulating the anaerobic degradation of aromatic hydrocarbons in contaminated sediments by providing an electrode as the electron acceptor. *Environmental Microbiology*, 2010, 12(4): 1011-1020.
- [60] Bond D R, Holmes D E, Tender L M, Lovley D R. Electrode-reducing microorganisms that harvest energy from marine sediments. *Science*, 2002, 295(5554): 483-485.
- [61] Bond D R, Lovley D R. Electricity production by *Geobacter sulfurreducens* attached to electrodes. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(3): 1548-1555.
- [62] Holmes D E, Bond D R, Lovley D R. Electron transfer by *Desulfobulbus propionicus* to Fe(III) and graphite electrodes. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(2): 1234-1237.
- [63] Bond D R, Lovley D R. Evidence for involvement of an electron shuttle in electricity generation by *Geothrix fermentans*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(4): 2186-2189.
- [64] Feng C H, Li F B, Mai H J, Li X Z. Bio-electro-fenton process driven by microbial fuel cell for wastewater treatment. *Environmental Science and Technology*, 2010, 44(5): 1875-1880.

# ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 32, No. 5 March, 2012 (Semimonthly)

## CONTENTS

- Statistical characteristics of eutrophication process in Dianshan Lake ..... CHENG Xi, LI Xiaoping, CHEN Xiaohua (1355)
- Cadmium assimilation and elimination and biological response in *Pirata subpiraticus* (Araneae: Lycosidae) fed on Cadmium diets .....  
..... ZHANG Zhengtian, ZHANG Guangduo, ZHANG Hucheng, et al (1363)
- Effect of co-cultivation time on camptothecin content in *Camptotheca acuminata* seedlings after inoculation with arbuscular  
mycorrhizal fungi ..... YU Yang, YU Tao, WANG Yang, et al (1370)
- Relationship between frequency of sandstorms and air humidity as well as plant phenology: a case study from the Minqin desert  
area ..... CHANG Zhaofeng, WANG Yaolin, HAN Fugui, et al (1378)
- Genetic diversity and evolution relationship on mtDNA D-loop in Tibetan yaks .....  
..... ZHANG Chengfu, XU Lijuan, JI Qiumei, et al (1387)
- Geostatistical analysis on spatiotemporal distribution pattern of soil water content of forest gap in *Pinus koraiensis* dominated  
broadleaved mixed forest ..... LI Meng, DUAN Wenbiao, CHEN Lixin, et al (1396)
- Soil nitrogen and enzymes involved in nitrogen metabolism under different vegetation in Ziwuling mountain in the Loess Plateau,  
China ..... XING Xiaoyi, HUANG Yimei, HUANG Haibo, et al (1403)
- Soil carbon, nitrogen and microbiological characteristics during bamboo high-speed growth .....  
..... WANG Xueqin, ZHANG Qichun, YAO Huaiying (1412)
- Effects of long-term increased soil N on leaf traits of several species in typical Inner Mongolian grassland .....  
..... HUANG Juying, YU Hailong, YUAN Zhiyou, et al (1419)
- Influence of arbuscular mycorrhizal associations on the interspecific competition between mycorrhizal and non-mycorrhizal plants .....  
..... ZHANG Yuting, WANG Wenhua, SHEN Hong, et al (1428)
- Structure and biodiversity of fig wasp community inside syconia of *Ficus virens* Ait. var. *sublanceolata* (Miq.) Corner in Fuzhou ...  
..... WU Wenshan, CHEN Youling, CAI Meiman, et al (1436)
- Growth and photosynthetic characteristics of *Epimedium koreanum* Nakai in different habitats .....  
..... ZHANG Yonggang, HAN Mei, HAN Zhongming, et al (1442)
- The critical temperature to Huashan Pine (*Pinus armandi*) radial growth based on the daily mean temperature .....  
..... FENG Xiaohui, CHENG Ruimei, XIAO Wenfa, et al (1450)
- The analysis of grade diversity indices of butterfly community in the Three Gorges Reservoir Area of Yangtze River .....  
..... MA Qi, LI Aimin, DENG Heli (1458)
- Research on dynamic characteristics of photosynthesis in muskmelon seedling leaves .....  
..... HAN Ruifeng, LI Jianming, HU Xiaohui, et al (1471)
- Effects of different winter covering crops cultivation on methane (CH<sub>4</sub>) and nitrous oxide (N<sub>2</sub>O) emission fluxes from double-  
cropping paddy field ..... TANG Haiming, XIAO Xiaoping, SHUAI Xiqiang, et al (1481)
- Variations in groundwater levels and quality and their effects on vegetation in the western Grubantonggut Desert .....  
..... ZENG Xiaoling, LIU Tong, ZHANG Weibin, et al (1490)
- Carbon and nitrogen stable isotope characteristics of particulate organic matter and zooplankton in Liuxihe Reservoir .....  
..... NING Jiajia, LIU Hui, GU Binhe, et al (1502)
- Selection of vegetable seeds native in China instead of the cress seed for evaluating the maturity of biosolids .....  
..... LIU Songsong, XU Tianfen, WU Qitang, et al (1510)
- Effects of anthropogenic nutrient input on organisms from different trophic levels in Hanfeng Lake: evidence from stable carbon  
and nitrogen isotope analysis ..... LI Bin, WANG Zhijian, JIN Li, et al (1519)
- Temporal and spatial distribution of phytoplankton in Liusha Bay ..... ZHANG Caixue, CHEN Huiyan, SUN Xingli, et al (1527)
- Study on the supercooling of golden apple snail (*Pomacea canaliculata*) .....  
..... ZHAO Benliang, ZHANG Jia'en, LUO Mingzhu, et al (1538)
- The effects of rice growth stages on the ovarian development and take-off of *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera* .....  
..... CHEN Yu, FU Qiang, LAI Fengxiang, et al (1546)
- Cold tolerance of the overwintering egg of *Apolygus lucorum* Meyer-Dür (Hemiptera: Miridae) .....  
..... ZHUO Degan, LI Zhaohui, MEN Xingyuan, et al (1553)
- A suggestion on the estimation method of population sizes of *Niviventer confucianus* in Land-bridge island .....  
..... ZHANG Xu, BAO Yixin, LIU Jun, et al (1562)
- The carbon footprint of food consumption in Beijing ..... WU Yan, WANG Xiaoke, LU Fei (1570)
- Anthropogenic phosphorus flow analysis of Hanshan County in Anhui Province .....  
..... FU Yinyin, YUAN Zengwei, WU Huijun, et al (1578)
- A laboratory study of auctions for water rights transactions in inland river basin: a case study of irrigation areas of Heihe river  
basin ..... DENG Xiaohong, XU Zhongmin (1587)
- Review and Monograph**
- A review of the effect of typhoon on forests ..... LIU Bin, PAN Lan, XUE Li (1596)
- Research progress on the effects of ocean acidification on coral reef ecosystems .....  
..... ZHANG Chenglong, HUANG Hui, HUANG Liangmin, et al (1606)
- Interspecific competition among three invasive *Liriomyza* species .....  
..... XIANG Juncheng, LEI Zhongren, WANG Haihong, et al (1616)
- Indicative significance of biogenic elements to eco-environmental changes in waters .....  
..... YU Yu, SONG Jinming, LI Xuegang, et al (1623)
- Recent advances in studies on dissimilatory Fe(III)-reducing microorganisms .....  
..... LI Huijuan, PENG Jingjing (1633)
- Discussion**
- Ecological vulnerability research for Xilingol League, Northern China ..... XU Guangcai, KANG Muye, Marc Metzger, et al (1643)
- Scientific Note**
- Spatial distribution and species composition of zooplanktons in the eastern tropical Pacific Ocean off Costa Rica .....  
..... LIU Bilin, CHEN Xinjun, JIA Tao, et al (1654)

# 《生态学报》2012 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的自然科学高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 70 元/册,全年定价 1680 元。

国内邮发代号:82-7 国外邮发代号:M670 标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 32 卷 第 5 期 (2012 年 3 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 5 2012

<b>编 辑</b>	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	<b>Edited by</b>	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel: (010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
<b>主 编</b>	冯宗炜	<b>Editor-in-chief</b>	FENG Zong-Wei
<b>主 管</b>	中国科学技术协会	<b>Supervised by</b>	China Association for Science and Technology
<b>主 办</b>	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	<b>Sponsored by</b>	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
<b>出 版</b>	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100071	<b>Published by</b>	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
<b>印 刷</b>	北京北林印刷厂	<b>Printed by</b>	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
<b>发 行</b>	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100071 电话:(010)64034563 E-mail: journal@espg.net	<b>Distributed by</b>	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel: (010)64034563 E-mail: journal@espg.net
<b>订 购</b>	全国各地邮局	<b>Domestic</b>	All Local Post Offices in China
<b>国外发行</b>	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	<b>Foreign</b>	China International Book Trading Corporation Add: P. O. Box 399 Beijing 100044, China
<b>广告经营 许 可 证</b>	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元