

趋磁细菌磁小体的生物矿化作用和磁学性质研究进展

潘永信 邓成龙 刘青松 N. Petersen 朱日祥

(中国科学院地质与地球物理研究所, 北京 100029; Institute for Rock Magnetism, University of Minnesota, Minneapolis, MN 55455, USA; Institute of Geophysics, Ludwig-Maximilians-University, Munich D-80333, Germany. E-mail: yxpan@mail.igcas.ac.cn)

摘要 趋磁细菌磁小体研究是揭示生物矿化作用和探索生物活动与地磁场之间联系的重要研究内容。细菌成因的磁铁矿颗粒也是部分湖泊和海洋沉积物磁性的主要载体。本文在介绍趋磁细菌基础上, 重点评述磁小体形成过程研究、磁测量技术、沉积物中化石磁小体的识别方法、环境指示意义等方面的新进展, 并简要展望未来磁小体研究及其应用前景。

关键词 趋磁细菌磁小体 化石磁小体 磁学性质 生物矿化作用

地球磁场的变化(尤其是地磁极性倒转)能够影响部分生物的行为, 进而可能对生物圈的演化产生影响。人们已在细菌、昆虫、软体动物、鱼类、鸟类和人体中发现磁铁矿颗粒^[1~6]。这种生物体内磁性矿物被认为是生物利用地磁场的“磁接收器”载体^[7~9], 许多候鸟、鱼类和海龟等动物能够利用地磁场定向导航, 进行上千公里的长距离迁徙^[8,9,10~14], 趋磁细菌能够在地磁场中定向和游移。趋磁细菌磁小体的形成和磁学性质研究, 不仅有助于揭示生物矿化作用过程, 探讨生物感应地磁场变化的机理, 也是古地磁学、岩石磁学和环境磁学的重要研究内容, 特别是深入认识沉积物中细粒磁性矿物的来源和准确解译过去环境变化。此外, 细菌成因磁铁矿在现代生物和医学应用方面也展露出了非凡的魅力^[15]。因此, 20世纪90年代以来, 趋磁细菌磁小体的研究已受到诸多学科的广泛关注。

许多生物都可以产生矿物沉淀作用, 即生物矿化作用。Lowenstam将生物矿化分为两种基本模式^[16]。一种是生物通过改造和调节周围微环境的物理化学条件, 导致在生物体外发生无机矿物沉淀, 被称为“生物诱导矿化作用”(BIM)。一些非趋磁性的异化铁还原菌和硫还原菌能够在细胞以外生成大量磁性矿物颗粒, 但细菌对矿物结晶过程控制作用较弱, 生成的颗粒结晶形态和粒度差异较大, 许多都属于粒度更细小的超顺磁颗粒^[17,18]。另一种方式是生物通过严格的生物化学过程控制, 在体内结晶生成无机矿物, 被称为“生物控制矿化作用”(BCM或BOB)。生物控制矿化作用与生物细胞的新陈代谢和基因控制密切相关。趋磁细菌是BCM型生物的典型代表, 所生成的磁性矿物, 粒度细小而均一、结晶程度高、晶形

特殊和呈链状排列。无疑, 对趋磁细菌BCM矿化作用的研究对于揭示高级生物体内磁铁矿的形成作用机理具有重要的参考价值^[19,20]。

近年来, 人们在实验室趋磁细菌培养、磁小体的分离技术、分子生物学、岩石磁学和环境磁学研究方面有了较大进展, 因而对磁小体形成机理、沉积物中细菌磁铁矿识别和环境指示意义等获得了许多重要新认识。同时, 趋磁细菌磁小体研究也促进了微生物学、生物化学、生物地磁学和环境磁学等多学科交叉的迅速发展。

1 趋磁细菌

Blakemore^[21]首先在美国东海岸的海洋盐沼沉积物中发现了沿地磁场方向游动的细菌*Magnetospirillum magnetotacticum*。人们把所有具趋磁性行为的细菌统称为趋磁细菌(magnetotactic bacteria, 下文简称MTB)。根据细胞外形特征, MTB可以分为球孢菌、杆菌、弧菌、螺旋菌等。自然界中, MTB在海洋到陆地环境普遍存在^[22~34]。例如, Petermann和Bleil发现在南大西洋3000米海底沉积物中也有大量MTB存活^[34]。

MTB最重要的特征是细胞内的磁小体链。磁小体(magnetosome)是指MTB细胞内生成的由膜包围的磁性颗粒。每个MTB细胞内可包含有1条至多条磁小体链, 位置靠近细胞壁, 一般沿细胞的长轴方向分布^[35~37]。在趋磁细菌中, 磁小体多为磁铁矿(Fe_3O_4)颗粒。它们的晶形不同于无机成因磁铁矿颗粒, 主要晶形有立方-八面体、六边棱柱体、子弹头状等。而且粒径分布非常均匀, 单个颗粒大小在35~120 nm之间(稳定单畴SSD或极细的假单畴PSD)。除了磁铁矿磁小体外, 少数富硫还原环境中的MTB体内还可以

生成SD胶黄铁矿(Fe_3S_4)磁小体,多沿<100>方向链状排列^[38,39]。

由20个磁铁矿颗粒组成的磁小体链的偶极矩就足以使MTB能够在地磁场中定向^[40]。MTB在北半球朝地磁北极方向运动(即顺磁力线方向运动),而在南半球则趋于地磁南极运动(即逆磁力线方向运动),在赤道附近,MTB趋于南北两个方向运动都有^[41]。研究还发现,多数MTB喜欢微氧条件(过量的氧会造成“毒化”)。因此,MTB常常生活在氧化还原过渡界面(OATZ)附近,如淡水环境中的水-沉积物界面附近^[23,42]。

迄今已发现的MTB菌种约20种左右,然而仅有少数几种MTB菌种实现了实验室的大量培养,这在很大程度上限制了MTB磁性和生化的深入研究。实现MTB人工培养的主要困难是因为MTB的生长条件较为苛刻,很难严格模拟沉积物中的化学梯度变化和复杂养分等^[43]。目前对MTB实验培养所需各种条件仍在积极探索中。

McKay等人^[44]报道了在火星陨石ALH84001中发现链状磁性矿物,并认为这是火星存在距今四十亿年的直接化石证据,曾引起了科学界的轰动。尽管目前这些磁性矿物是否真正为细菌成因仍存在激烈争论^[45-51],但它预示细菌成因磁铁矿是人们探寻行星早期生命的重要材料。

2 磁小体的形成

MTB磁小体的形成一直是人们非常关注的问题之一。磁小体磁铁矿的特征表明,MTB对磁小体膜内磁铁矿颗粒的成分、晶形、粒度、排列等实施了非常严格的控制。磁小体链的生成,能够帮助MTB借助于地磁场定向游弋外,还可以帮助MTB调节体内铁平衡、实现能量储备和氧化还原循环等功能^[52],降低细胞内过高铁浓度毒化水平^[53,54]。磁小体膜的作用包括,控制铁富集、矿物成核、调节膜内外氧化还原和pH条件,以及固定磁铁矿颗粒^[43,52]。目前还不清楚磁小体膜和磁铁矿的形成次序,但根据MTB细胞内有空的磁小体膜的观测结果,人们推测可能磁小体膜先于无机磁铁矿颗粒形成。

磁小体磁铁矿的形成,首先需要细胞从周围环境中获得铁^[40]。生物化学研究表明,*Magnetospirillum gryphiswaldense*具有很强的从低铁浓度培养液中吸收 Fe^{3+} 的能力,当 Fe 浓度为15~20 $\mu\text{mol/L}$ 时,吸收

铁离子的能力和磁铁矿生成速率达饱和^[55]。此外,微氧条件也是磁小体形成的必要条件,磁小体生成量与细胞外氧分压值之间存在着很明显的对应关系。在氧充足条件下*M. gryphiswaldense*不生成磁铁矿,只有在氧分压值低于2000 Pa时才开始生成磁铁矿,氧分压值为25 Pa时生成磁铁矿的能力达最大。目前人工培养*M. gryphiswaldense*的磁铁矿生产率可达每天每升6.3毫克^[55]。

Frankel等人^[56]通过穆斯堡尔谱分析了*M. magnetotacticum*中主要铁化合物的性质,提出了如下描述的磁铁矿化概念模型:首先 Fe^{3+} 被细胞主动吸收,当 Fe^{3+} 进入细胞体时通过细胞膜的还原作用转变为 Fe^{2+} ,进入磁小体膜后 Fe^{2+} 重新被氧化形成低密度含水 Fe^{3+} 氧化物,然后再脱水形成高密度的 Fe^{3+} 氧化物(水铁矿),最后1/3的 Fe^{3+} 被还原并进一步脱水生成磁铁矿。Schüler^[57]对*M. gryphiswaldense*磁铁矿化研究也得出了近似的模型。

生物新技术的发展,使得人们可以从分子水平探讨细菌的生物矿化作用,如功能蛋白和基因的调控等^[58,59]。Berson等人^[60]通过对*M. magnetotacticum* MS-1进行基因克隆、标记、测序和表达研究发现,一个2 kb DNA片段在该细菌铁吸收(甚至磁铁矿形成过程)中扮演着非常重要的角色。Bertani等人^[61]发现MS-1的基因组是一个长4.3 Mb的单一环形结构。对*Magnetospirillum* AMB-1的研究发现,*magA*基因可能对铁吸收有贡献^[62]。最近德国Schüler研究小组详细分析了*M. gryphiswaldense*的磁小体膜蛋白以及它们在磁铁矿颗粒生长过程中功能的变化^[54,57,63],发现磁小体膜包含了其他MTB共有的MamA蛋白和其本身所特有的蛋白如MamC和MamF。一些磁小体膜蛋白与Fe吸收、晶体成核生长和磁小体膜多蛋白组装有关,如MamA蛋白是磁小体膜与细胞蛋白作用的受体,MamB和MamM可能参与了铁的搬运过程。通过比较发现磁小体膜蛋白与非磁性生物相似性很低。有理由相信,基因组学和蛋白组学等分子水平研究将全面揭示趋磁细菌生物矿化的机理。

3 磁小体的磁学研究

在过去10多年中,人们在磁小体矿物学特征、磁学性质、如何有效识别和定量分析沉积物中细菌成因磁铁矿及其磁学意义等方面都取得了很大进展。根据晶形和链状排列等特征,通常可以利用高倍透

射电子显微镜观测来有效识别沉积物中化石磁小体^[64]。Thomas-Keprta等人^[45]最近详细讨论了细菌磁铁矿的矿物学特征,并提出了生物成因磁铁矿的6条特性:单畴颗粒和有限的形态各向异性、化学高纯度、结晶完美、链状排列、特殊晶体形态和晶体有延伸取向,这些特性的组合能够有效地识别细菌成因的磁铁矿。然而,电子显微镜直接观察方法非常耗时且难以进行定量分析。与之相比,岩石磁学方法具有快速、灵敏、经济和无损等优点。

Moskowitz等人^[18]系统测量了人工培养趋磁细菌的磁性质,并提出用低温磁测量(5~300 K)和剩磁矫顽力分析相结合的方法来鉴别沉积物中细菌磁铁矿。他们提出4条判别标准:(1) $R_{df} \approx 0.5$ (R 代表颗粒间磁相互作用程度; df 指直流退磁场);(2) $R_{af} > 0.5$ (af 指交变退磁场);(3) $ARM/SIRM = 0.15 \sim 0.25$ (ARM , 非磁滞剩磁强度; $SIRM$, 饱和等温剩磁强度);(4) $\delta_{FC}/\delta_{ZFC} > 2$ (ZFC , 零场冷却; FC , 2.5T有场冷却; $\delta = (J_{80K} - J_{150K})/J_{80K}$, J_{80K} 和 J_{150K} 分别是在80 K和150 K时测量的剩磁强度)。磁小体的链状排列使得样品产生较高 δ_{FC}/δ_{ZFC} ,被认为是识别化石磁小体最有效的岩石磁学判别标准。具体地讲,降温过程中磁铁矿在120~125 K从立方晶系转变为单斜晶系结构(称为Verwey转换)。 δ 比值反映了两种不同初始磁化状态磁铁矿样品(ZFC 和 FC 冷却)在升温过程经过Verwey转换时的差异。在有场冷却过程中,低于120 K时每个晶体选择与外场方向最接近的一个 $\langle 100 \rangle$ 方向作为易磁化轴(增强 $SIRM$),而在零场冷却过程中新易磁化轴的选择是随机的。结果导致 δ_{FC}/δ_{ZFC} 的增大。Carter-Stiglitz等人^[65]的新模型显示,部分磁赤铁矿化能够抑制 ZFC 升温中的Verwey转换,降低 δ_{ZFC} ,从而升高 δ_{FC}/δ_{ZFC} 。因此,低温氧化作用也能够部分解释目前观测到的磁小体磁铁矿 δ_{FC}/δ_{ZFC} 高值。

我们最近对德国南部碳酸盐湖泊沉积物研究表明^[42],MTB磁铁矿是沉积物的重要磁性贡献者。MTB样品 δ_{FC}/δ_{ZFC} 比值大于2,而沉积物样品的比值介于1.2~1.5之间,后者可能是受沉积物中碎屑粗粒磁铁矿影响。 R 值变化和剩磁矫顽力谱能够较好地反映沉积物中细菌磁铁矿含量的变化。另外,Oldfield提出用非磁滞剩磁磁化率(χ_{ARM})、低场磁化率(χ)和频率磁化率(χ_{fd})等参数比判别沉积物中细菌成因磁铁矿,如高 χ_{ARM}/χ 比值可能指示较高含量的细菌成因磁铁矿^[66]。

过去由于受测试技术的限制,人们对于磁小体的磁学性质的认识还非常有限。新的测试手段如磁力显微镜(MFM)、电子全息成像和趋磁细菌测量系统的运用,大大推动了磁小体磁学性质的研究进展。MFM可直接获得磁小体颗粒的磁畴壁和自旋结构成像、磁化行为以及SD颗粒理论计算模型所需的边界条件等^[37]。电子显微镜全息成像技术可观测磁小体单颗粒和磁小体链的纳米尺度微磁结构图、磁小体链之间相互作用、测定矫顽力和磁化强度等参数^[67~69]。

趋磁细菌测量系统(Bacteriodyme)由高分辨率光学显微镜、可控磁场线圈和脉冲磁场装置构成。它不仅可以用来观测趋磁细菌响应外磁场行为,而且可以通过脉冲磁场变化来测定单个MTB的磁性。即对于一个在弱磁场中定向的MTB,反方向施加逐步增强的脉冲磁场,并通过旋转磁场方法测定磁矩变化^[70]。测量表明,一种未命名弧菌的反向场值 H_{rev} 高于杆菌*M. bavaricum*的对应值,分别为825 Oe和600~700 Oe, H_{rev} 与磁小体拉长状分布以及磁小体链之间相互作用有关^[71]。

沉积物中的磁性矿物主要来源有下列3种:(1)母岩风化作用产生的碎屑磁性矿物;(2)盆地中原地化学沉淀作用或改造已有矿物;(3)由生物控制或诱导生成的新矿物。自然界中趋磁细菌死亡后,其中部分磁小体将在沉积物中保存下来,称为化石磁小体(magnetofossil),它们对沉积物的磁性会产生重要影响。化石磁小体为SD颗粒,磁性强而稳定^[72],是沉积物剩磁和环境磁学记录的重要载体。研究表明,化石磁小体是部分石灰岩^[73]、湖泊沉积物^[23,29,30]、海洋沉积物^[22,23,74,75]天然剩磁的主要载体。Hess^[74]认为化石磁小体是西南太平洋半深海沉积物的主要磁性矿物组分,磁性参数随深度的变化代表了气候影响MTB生态环境的变化。Snowball等人^[76]对瑞典湖泊全新世沉积物研究发现,细菌成因磁铁矿含量与有机碳含量成正比,因而可以作为古环境变化的生物指示标志。Paasche等人^[33]对挪威北部湖泊末次冰期以来沉积物环境磁学研究表明,碎屑磁性矿物是末次冰期晚期沉积的主要磁性载体,而细菌生成的磁铁矿是全新世沉积物的最重要磁性矿物, S 比变化反映了全新世气候变化,冷期 S 比降低。Mandernack等人^[77]通过同位素分析发现,MTB生成的磁铁矿颗粒的氧同位素能够指示MTB生长周围水体的温度。这

一结果表明,有可能通过沉积物中细菌磁铁矿的同位素测定来估计沉积盆地的古水温值.然而,并非化石磁小体的贡献都是人们愿意接受的,Oldfield等人^[78]指出,沉积物中细菌磁铁矿使得通过磁性矿物判别盆地沉积物来源区侵蚀程度等变得更加复杂.

4 未来研究展望

未来 MTB 磁小体研究在可望下列方面取得重要进展:

() 生物矿化作用新认识:随着生物化学和生物技术发展,将实现更多MTB种属的人工培养,为磁小体生物矿化研究提供更多的新材料.磁小体的分子生物学研究刚刚开始,就显现出了强大生命力,并取得了一系列成果.不久可望从功能蛋白和基因水平全面认识MTB磁小体矿化和磁小体膜的形成过程和作用,为分析其他生物体内矿化作用机制,探讨地磁场对生物演化的影响提供重要的基础数据.值得注意的是,Vainshtein等人^[79]发现了细菌和古细菌细胞内存在着磁敏感结构(magnet-sensitive structures).

() 地磁记录和环境指示:开展磁小体磁学性质的综合研究有望获得岩石磁学理论的新认识,进一步深化沉积剩磁获得机理和环境磁学研究.细菌成因磁铁矿是沉积物细粒磁性矿物的重要来源^[80,81].中国有许多发育独特的地质环境和地质体,如黄土/古土壤、高原湖泊环境沉积物,覆盖了从海相到陆相、从寒温带至亚热带的广泛气候分带.装备完善现代化实验室的建成(例如,中国科学院地质与地球物理所古地磁学、岩石磁学和生物地磁学联合实验室),为开展沉积物生物地磁学研究提供了有利的条件.新的研究将进一步丰富 MTB 种属资源.同时,有望为解决火星陨石中磁性矿物归属争论提供新判据.

() 生物技术和医学应用:MTB 将在水污染治理^[82]、新材料开发^[83,84]和环境微生物检测等方面发挥作用.分离的磁小体颗粒具有许多优于无机磁铁矿的特点,如独特磁性质、具有有机膜(降低颗粒相互作用力)而易于扩散、纳米级粒度和成分纯度高,可为生物RNA识别、DNA分离技术与探测^[85,86]、医学核磁共振成像技术提高和肿瘤诊断^[87]等提供全新的磁性载体.此外,值得指出的是,磁性铁蛋白(magnetoferritin)研究也越来越受到人们的重视,并显示出重要的潜在应用价值^[88].

与生物学的紧密结合将成为 21 世纪自然科学发展的重要趋势之一.我们相信,生物化学、生物物理学、生物地球化学和生物地磁学等交叉学科研究,将成为新世纪充满活力的研究领域.

致谢 诚挚地感谢周铔秀教授和 Jörg Negendank 教授的鼓励和支持,感谢 Li Yiliang 博士对初稿提出的建设性意见.本工作受国家自然科学基金委员会杰出青年基金(批准号:40325011)、创新群体基金(批准号:40221402)和德国洪堡基金资助.

参 考 文 献

- 1 Lowenstam H A. Magnetite in denticle capping in recent chitons (Polyplacophora). *Geol Soc Am Bull*, 1962, 73: 435~438
- 2 Gould J L, Kirschvink J L, Deffeyes, K S. Bees have magnetic remanence. *Science*, 1978, 201: 1026~1028
- 3 Walcott C, Gould J L, Kirschvink J L. Pigeons have magnets. *Science*, 1979, 205: 1027~1029
- 4 Walker M M, Kirschvink J L, Dizon A E. Magnetoreception and Magnetite Biomineralization in Fish. In: Kirschvink J L, Jones D S, McFadden B J, eds. *Magnetite Biomineralization and Magnetoreception in Organisms: A New Biomagnetism*. New York: Plenum Press, 1985. 417~437
- 5 Kirschvink J L, Kobayashi A, Woodford B J. Magnetite biomineralization in the human brain. *Proc Natl Acad Sci*, 1992, 89(16): 7683~7687
- 6 Dunn J R, Fuller M, Zoeger J, et al. Magnetic material in the human hippocampus. *Brain Res Bull*, 1995, 36: 149~153[DOI]
- 7 Kirschvink J L, Jones, D S, McFadden B J. *Magnetite Biomineralization and Magnetoreception in Organisms: A New Biomagnetism*. New York: Plenum Press, 1985. 685
- 8 Kirschvink J L. Magnetoreception: Homing in on Vertebrates. *Nature*, 1997, 390: 339~340[DOI]
- 9 Winklhofer M, Holtkamp-Rötzler E, Hanzlik M, et al. Clusters of superparamagnetic magnetite particles in the upper-beak tissue of homing pigeons: Evidence of a magnetoreceptor. *Eur J Mineral*, 2001, 13(4): 659~669
- 10 Wiltschko R, Wiltschko W. *Magnetic orientation in animals*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 1995
- 11 Kirschvink J L, Walker M M, Deibel C. Magnetite-based Magnetoreception. *Current Opinion in Neurobiology*, 2001, 11: 462~467[DOI]
- 12 Lohmann K J, Cain S D, Dodge S A, et al. Regional magnetic fields as navigational markers for sea turtles. *Science*, 2001, 294: 364~366[DOI]
- 13 Walker M M, Dennis T E, Kirschvink J L. The magnetic sense and its use in long-distance navigation by animals. *Current Opinion in Neurobiology*, 2002, 12: 735~744[DOI]
- 14 Wiltschko W, Munro U, Wiltschko R, et al. Magnetite-based magnetoreception in birds: The effect of a biasing field and a pulse on

- migratory behavior. *J Exp Biol*, 2002, 205: 3031~3037
- 15 Hafeli U, Shutt W, Teller J, et al. *Scientific and Clinical Applications of Magnetic Carriers*. New York, London: Plenum Press, 1997. 628
- 16 Lowenstam H A. Minerals formed by organisms. *Science*, 1981, 211: 1126~1131
- 17 Lovley D R. Magnetite formation during microbial dissimilatory iron reduction. In: Frankel R B, Blakemore R P, eds. *Iron Biominerals*. New York: Plenum Press, 1990. 151~166
- 18 Moskowitz B M, Frankel R B, Bazylinski D A. Rock magnetic criteria for the detection of biogenic magnetite. *Earth Planet Sci Lett*, 1993, 120: 283~300[DOI]
- 19 Lowenstam H A, Weiner S. *On Biomineralization*. New York: Oxford University Press, 1989
- 20 Frankel R B, Blakemore R P. *Iron Biominerals*. New York: Plenum Press, 1991. 435
- 21 Blakemore R. Magnetotactic bacteria. *Science*, 1975, 190: 377~379
- 22 Petersen N, Dobeneck T, Vali H. Fossil bacterial magnetite in deep sea sediments from the South Atlantic Ocean. *Nature*, 1986, 320: 611~615 [DOI]
- 23 Petersen N, Weiss D G, Vali H. Magnetic bacteria in lake sediments. In: Lowes F, collinson D W, eds. *Geomagnetism and Paleomagnetism*. New York: Kluwer Academic Publishers, 1989. 231~241
- 24 Stolz J F, Chang S B R, Kirschvink J L. Magnetotactic bacteria and single-domain magnetite in hemipelagic sediments. *Nature*, 1986, 321: 849~611 [DOI]
- 25 Bazylinski D A, Frankel R B, Jannasch H W. Anaerobic magnetite production by a marine, magnetotactic bacterium. *Nature*, 1988, 334: 518~519[DOI]
- 26 Chang S B R, Kirschvink J L. Magnetofossils the magnetization of sediments and the evolution of magnetite biomineralization. *Ann Rev Earth Planet Sci*, 1989, 17: 169~195[DOI]
- 27 Mann S, Sparks N H C, Frankel R B, et al. Biomineralization of ferrimagnetic greigite (Fe_3S_4) and iron pyrite (FeS_2) in a magnetotactic bacterium. *Nature*, 1990, 343: 258~261[DOI]
- 28 Fassbinder J W E, Stanjek H, Vali H, et al. Occurrence of magnetic bacteria in soil. *Nature*, 1990, 343: 161~163 [DOI]
- 29 Snowball I. Bacterial magnetite and the magnetic properties of sediments in a Swedish lake. *Earth Planet Sci Lett*, 1994, 126: 129~142
- 30 Peck J A, King J W. Magnetofossils in the sediment of Lake Baikal, Siberia. *Earth Planet Sci Lett*, 1996, 140: 159~172[DOI]
- 31 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
- 32 Maher B A. Magnetic properties of modern soils and Quaternary loessic paleosols: Paleoclimatic implications. *Palaeogeogr, Palaeoclimatol, Palaeoecol*, 1998, 137: 25~54 [DOI]
- 33 Paasche Ø, Løvlie R, Dahl S O, et al. Bacterial magnetite in lake sediments: Late glacial to Holocene climate and sedimentary changes in northern Norway. *Earth Planet Sci Lett*, 2004, 223: 319~333[DOI]
- 34 Petermann H, Bleil U. Detection of live magnetotactic bacteria in South Atlantic deep-sea sediments. *Earth Planet Sci Lett*, 1993, 117: 223~228 [DOI]
- 35 Hanzlik M, Winklhofer M, Petersen N. Spatial arrangement of chains of magnetosomes in magnetotactic bacteria. *Earth Planet Sci Lett*, 1996, 145: 125~134[DOI]
- 36 Lins U, Farina M. Magnetosome chain arrangement and stability in magnetotactic cocci. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2004, 85: 335~341 [DOI]
- 37 Moskowitz B M. Biomineralization of magnetic minerals. *Rev Geophys*, 1995, 33: 123~128 [DOI]
- 38 Pósfai M, Buseck P R, Bazylinski D A, et al. Iron sulfides from magnetotactic bacteria: Structure, composition, and phase transitions. *Am Mineral*, 1998, 83: 1469~1481
- 39 Kohnhauser K O. Diversity of bacterial iron mineralization. *Earth-Sci Rev*, 1998, 43: 91~121 [DOI]
- 40 Frankel R B, Zhang J P, Bazylinski D A. Single magnetic domains in magnetotactic bacteria. *J Geophys Res*, 1998, 103: 30601~30604 [DOI]
- 41 Blakemore R P, Frankel R B. Magnetic navigation in bacteria. *Sci Am*, 1981, 245(6): 58~65
- 42 Pan Y, Petersen N, Davila A, et al. Towards the detection of bacterial magnetite in recent sediments in Lake Chiemsee by multidisciplinary approaches. *Earth Planet Sci Lett* (in press)
- 43 Schüler D, Frankel R B. Bacterial magnetosomes: Microbiology, biomineralization and biotechnological applications. *Appl Microbiol Biotechnol*, 1999, 52: 464~473 [DOI]
- 44 McKay D S, Gibson E K Jr, Thomas-Keptra K L, et al. Search for past life on Mars: Possible relic biogenic activity in Martian meteorite ALH84001. *Science*, 1996, 273: 924~930
- 45 Thomas-Keptra K L, Bazylinski D A, Kirschvink J L, et al. Elongated prismatic magnetite crystals in ALH84001 carbonate globules: Potential Martian magnetofossils. *Geochim Cosmochim Acta*, 2000, 64(23): 4049~4081[DOI]
- 46 Friedmann E I, Wierzchos J, Ascaso C, et al. Chains of magnetite crystals in the meteorite ALH84001: Evidence of biological origin. *Proc Natl Acad Sci*, 2001, 98: 2176~2181 [DOI]
- 47 Taylor A P, Barry J C, Webb R I. Structural and morphological anomalies in magnetosomes: Possible biogenic origin for magnetite in ALH84001. *J Microscopy*, 2001, 201: 84~106 [DOI]
- 48 McKay C P, Friedmann E I, Frankel R B, et al. Magnetotactic bacteria on Earth and on Mars. *Astrobiology*, 2003, 3(2): 263~270[DOI]
- 49 Weiss B P, Kim S S, Kirschvink J L, et al. Magnetic tests for magnetosome chains in Martian meteorite ALH84001. *Proc Natl Acad Sci*, 2004, 101(22): 8281~8284[DOI]
- 50 Bradley J, Harvey R P, McSween Jr H Y. Magnetite whiskers and platelets in the ALH84001 Martian meteorite: Evidence of vapor phase growth. *Geochim Cosmochim Acta*, 1993, 60: 5149~5155[DOI]
- 51 Frankel R B, Buseck P R. Magnetite biomineralization and ancient life on Mars. *Current Opinion in Chemical Biology*, 2000, 4: 171~176[DOI]
- 52 Mann S, Sparks N H C, Wade V J. Crystallochemical control of iron oxide biomineralization. In: Frankel R B, Blakemore R P, eds. *Iron Biominerals*. New York: Plenum Press, 1990. 21~49
- 53 Andrews S C, Robinson A K, Rodriguez-Quinones F. Bacterial iron homeostasis. *FEMS Microbiol Rev*, 2003, 27: 215~237[DOI]
- 54 Schüler D. Molecular analysis of a subcellular compartment: The

- magnetosome membrane in *Magnetospirillum gryphiswaldense*. Arch Microbiol, 2004, 181: 1~7 [DOI]
- 55 Heyen U, Schüler D. Growth and magnetosome formation by microaerophilic *Magnetospirillum* strains in an oxygen-controlled fermentor. Appl Microbiol Biotechnol, 2003, 61: 536~544
 - 56 Frankel R B, Papaefthymiou G G, Blakemore R P, et al. Fe_3O_4 Precipitation in Magnetotactic Bacteria. Biochim Biophys Acta, 1983, 763: 47~159
 - 57 Schüler D. The biomineralization of the magnetosomes in *Magnetospirillum gryphiswaldense*. Int Microbiol, 2002, 5: 209~214 [DOI]
 - 58 Matsunaga T, Nakamura C, Burgess J G, et al. Gene transfer in magnetic bacteria: Transposon mutagenesis and cloning of genomic DNA fragments required for magnetosome synthesis. J Bacteriol, 1992, 174: 2748~2753
 - 59 Matsunaga T, Sakaguchi T. Molecular mechanism of magnet formation in bacteria. J Biosci Bioengn, 2000, 90: 1~13
 - 60 Berson A E, Hudson D, Waleh N S. Cloning and Characterization of the *recA* gene of *Aquaspirillum magnetotacticum*. Arch Microbiol, 1989, 152: 567~571 [DOI]
 - 61 Bertani L E, Weko J, Philips K V, et al. Physical and genetic characterization of the genome of *Magnetospirillum magnetotacticum* strain MS-1. Gene, 2001, 264: 257~263 [DOI]
 - 62 Nakamura C, Burgess J G, Sode K, et al. An Iron-regulated Gene, *magA*, Encoding an Iron Transport Protein of *Magnetospirillum* sp Strain AMB-1. J Biol Chem, 1995, 270: 28392~28396 [DOI]
 - 63 Grünberg K, Müller E C, Otto A, et al. Biochemical and proteomic analysis of the magnetosome membrane in *Magnetospirillum gryphiswaldense*. Appl Environ Microbiol, 2004, 70: 1040~1050 [DOI]
 - 64 Devouard B, Pósfai M, Hua X, et al. Magnetite from magnetotactic bacteria: Size distributions and twinning. Am Mineral, 1998, 83: 1387~1398
 - 65 Carter-Stiglitz B, Moskowitz B M, Jackson M. More one the low-temperature magnetism of stable single domain magnetite: Reversibility and non-stoichiometry. Geophys Res Lett, 2004, 31: L06606. doi:10.1029/2003GL019155
 - 66 Oldfield F. Toward the discrimination of fine-grained ferrimagnets by magnetic measurements in lake and near-shore marine sediments. J Geophys Res, 1994, 99: 9045~9095 [DOI]
 - 67 Dunin-Borkowski R E, McCartney M R, Frankel R B, et al. Magnetic microstructure of magnetotactic bacteria by electron holography. Science, 1998, 282: 2868~2870
 - 68 Dunin-Borkowski R E, McCartney M R, Pósfai M, et al. Off-axis electron holography of magnetotactic bacteria: Magnetic microstructure of strains MV-1 and MS-1. Euro J Miner, 2001, 13(4): 671~684
 - 69 McCartney M R, Lins U, Farina M, et al. Magnetic microstructure of bacterial magnetite by electron holography. Euro J Miner, 2001, 13(4): 685~689
 - 70 Penninga I, Waard H, Moskowitz B M, et al. Remanence measurements on individual magnetotactic bacteria using a pulsed magnetic field. J Magnet Mater, 1995, 149: 279~286 [DOI]
 - 71 Hanzlik M, Winklhofer M, Petersen N. Pulse-field-remnance measurements on individual magnetotactic bacteria. J Magnet Mater, 2002, 248: 258~267 [DOI]
 - 72 Frankel R B, Bazylinski D A, Schüler D. Biomineralization of magnetic iron minerals in bacteria. Supramolecular Science, 1998, 5: 383~390 [DOI]
 - 73 Chang S B R, Kirschvink J L, Stolz J F. Biogenic magnetite as a primary remanence carrier in limestone deposits. Phys Earth Planet Inter, 1987, 46: 289~303 [DOI]
 - 74 Hess P P. Evidence for bacterial paleoecological origin of mineral magnetic cycles in oxic and sub-oxic Tasman Sea sediments. Marine Geology, 1994, 117: 1~17 [DOI]
 - 75 Evans M E, Heller F, Bloemendal J, et al. Natural magnetic archives of past global change. Surv Geophys, 1997, 18: 183~196 [DOI]
 - 76 Snowball I, Zillén L, Sandgren P. Bacterial magnetite in Swedish varved lake-sediments: A potential bio-marker of environmental change. Quat Int, 2002, 88: 13~19 [DOI]
 - 77 Mandernack K W, Bazylinski D A, Shanks W C, et al. Oxygen and iron isotope studies of magnetite produced by magnetotactic bacteria. Science, 1999, 285: 1892~1896 [DOI]
 - 78 Oldfield F, Wu R. The magnetic properties of the recent sediments of Brothers Water, NW England. J Paleolimnology, 2000, 23: 165~174 [DOI]
 - 79 Vainshtein M, Suzina N, Kudryashova E, et al. New magnet-sensitive structures in bacterial and archaeal cells. Biol Cell, 2002, 94: 29~35 [DOI]
 - 80 Hesse P P, Stolz J F. Bacteria magnetite and significance of magnetic iron sulphides in Quaternary sediments and soils. In: Maher B, Thompson R, eds. Quaternary Climates, Environments and Magnetism. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. 199~230
 - 81 Vali H, Li Y L, Zhang C L, et al. Formation of tabular single domain magnetite induced by *Geobacter metallireducens* GS-15. Proc Natl Acad Sci, 2004, 101: 16121~16126 [DOI]
 - 82 Bahaj A S, Croudace I W, James P A B, et al. Continuous radionuclide recovery from wastewater using magnetotactic bacteria. J Magnet Mater, 1998, 184: 241~244 [DOI]
 - 83 Mann S. Biomineralization: Principles and Concepts in Bioinorganic Materials Chemistry. Oxford: Oxford University Press, 2001
 - 84 Cao X B, Xie Y, Yu F, et al. Magnetic force driven orientation of CoB array inspired by magnetotactic bacteria. J Mater Chem, 2003, 13: 893~896 [DOI]
 - 85 Yoza B, Matsumoto M, Matsunaga T. DNA extraction using modified bacterial magnetic particles in the presence of amino silane compound. J Biotech, 2002, 94: 217~224 [DOI]
 - 86 Matsunaga T, Nakayama H, Okochi M, et al. Fluorescent detection of cyanobacterial DNA using bacterial magnetic particles on a MAG-microarray. Biotech Bioengi, 2001, 73: 400~405 [DOI]
 - 87 Bulte J W M, Brooks R A. Magnetic nanoparticles as contrast agents for imaging. In: Häfeli U, Schütt W, Teller J, et al, eds. Scientific and Clinical Applications of Magnetic carriers. New York, London: Plenum, 1997. 527~543
 - 88 Yamazaki G, Uraoka Y, Fuyuki, et al. Nano-etching using nanodots mask fabricated by bio-nano-process. J Photopolym Sci Technol, 2003, 16: 439~444

(2004-08-11 收稿, 2004-11-18 收修改稿)