趋磁细菌的地域分布特征

张文燕¹² 张圣妲¹² 肖天^{25*} 潘永信³⁵ 吴龙飞^{145*}

(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.中国科学院地质与地球物理研究所,北京 100029; 4. Laboratoire de Chimie Bacterienne, UPR9043, Institut de Microbiologie de la Méditerranée, CNRS, Marseille, France; 5.中法生物矿化与纳米结构联合实验室,青岛 266071)

摘要 通过对来自目前 GenBank 中趋磁细菌的 16S rDNA 序列分析,并进行系统进化树的构建,比较不同区域趋磁细菌的差 异.目前,GenBank 中共有 239 条趋磁细菌 16S rDNA 序列,相似性分析后有 137 条不同的序列(海洋 55 条,淡水 82 条),分属 于变形菌门和硝化螺菌门.全长序列的系统进化分析显示,全球趋磁细菌的分布具有一定的区域性,海洋与淡水趋磁细菌区 分明显.不同地域的趋磁细菌的系统进化分析显示,近海与大洋的趋磁细菌有明显的差别;而同为海洋或淡水的环境中,如巴 西和美国近海、德国和中国的淡水湖泊,趋磁细菌相似性较高,即相同生境中的趋磁细菌相似性较高,表明趋磁细菌的类型与 生境条件有很大关联性.基于 16S rDNA 序列分析,推测趋磁细菌起源可能是多源的,环境条件可能作为重要的进化压力在趋 磁细菌长期演化过程中扮演重要角色.

关键词: 趋磁细菌; 16S rDNA 序列分析; 系统发育 地域分布 中图分类号: X142 文献标识码: A 文章编号 0250-3301(2010)02-0450-09

Geographical Distribution of Magnetotactic Bacteria

ZHANG Wen-yan^{1,2}, ZHANG Sheng-da^{1,2}, XIAO Tian^{2,5}, PAN Yong-xin^{3,5}, WU Long-fei^{1,4,5}

(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. Institute of Geology and Geophysics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100029, China; 4. Laboratorire de Chimie Bacterienne, UPR9043, Institut de Microbiologie de la Méditerranée, CNRS, Marseille, France; 5. France-China Bio-Mineralization and Nano-Structures Laboratory, BioMNSL, Qingdao 266071, China)

Abstract :Magnetotactic bacteria (MTB) are widely distributed in aquatic environments. To assess the correlation between their evolutionary relatedness and geographic distribution, we analyzed 239 16S rDNA sequences available in the Genbank, and constructed phylogenetic trees based on the sequences. After elimination of redundant sequences by grouping those with identity >97% into a single one, we analyzed in detail total 139 16S rDNA sequences, including 55 from marine MTB and 82 from freshwater sequences, and belonging to Proteobacteria and Nitrospirae. Phylogeny analysis based on those sequences suggests that the geographical distribution of MTB has certain regional distribution character : marine MTB is distinct from freshwater MTB, and off coast MTB are remotely related with ocean MTB. In contrast, the MTB from similar habitats, such as offshore in Brazil and the United States or freshwater lakes in Germany and China, are closely related. It is found that similar species have a large geographic distribution and tend to adopt the similar habitats, morphotypes of MTB and their living environment conditions have a significant relevance. This observation suggests that MTB may have multiple evolutionary origins. And also, it suggests the environmental conditions, as an important evolutionary pressure , play an important role in the long-term evolution of MTB.

Key words magnetotactic bacteria (MTB); 16S rDNA sequence analysis; phylogeny analysis; geographical distribution

趋磁细菌(magnetotactic bacteria,MTB)是一类 能够沿着磁力线运动的特殊细菌,1891 年 Massart 报道了磁场影响细菌游动的现象^[1].1963 年意大利 学者 Bellini 在淡水中发现了磁敏感细菌 (magnetosensitive bacteria),并对研究结果进行了报 道^[1-4].但是直到1975 年美国学者 Blakemore^[5]在 Science 上报道了海泥中发现趋磁细菌后,才引起不 同领域科学家的广泛关注.此后各国学者从各地的 淡水、池塘、河流、海洋沉积物表层中分离到各种形 态的趋磁细菌,如球形、杆状、弧形、螺旋形及多细胞 聚集体(现称多细胞趋磁原核生物, multicellular magnetotactic prokaryotes, MMPs)等^[6,7]. 趋磁细菌是 具有趋磁性特征的一类细菌的统称,并不具有分类

- 基金项目:国家自然科学基金项目(40776094);人类前沿国际科学 计划项目(HFSP, RGP0035/2004-C);中国科学院海外杰 出学者基金项目(2006-1-15);国家自然科学基金项目 (40821004)
- 作者简介 :张文燕(1984~),女 ,硕士研究生 ,主要研究方向为海洋 微生物学 ,E-mail :zhangwenyan125126@ yahoo. cn

收稿日期 2009-04-03 ;修订日期 2009-05-27

^{*} 通讯联系人 ,E-mail :txiao@ ms. qdio. cn ;wu@ ibsm. cnrsmrs. fr

学意义^[8],但它们具有共同的特征:革兰氏染色阴 性(G⁻);生有端生或丛生鞭毛;细胞内都含有磁小 体(magnetosomes),趋磁趋氧性等^[9].

趋磁细菌在自然界分布极为广泛,其数量之大 和种类多样性表明它们可能扮演着重要的生态角 色,如可能参加地球生物化学循环,包括自然环境中 的铁、氮、硫和碳的循环^[10].目前为止,在美国、巴 西、德国、法国、中国、日本以及南大西洋等均有趋磁 细菌的发现^[11],在 GenBank 中搜索到趋磁细菌序列 已达 239 条. 由于趋磁细菌对营养的苛刻要求及微 好氧或厌氧等特性,实验室条件下很难模仿其生存 环境[12] 这就给趋磁细菌的分离纯化带来了很大的 困难,迄今仅有少数趋磁细菌得到了纯培养[13].目 前已经分离的纯化菌株只有十几株[14],其中海洋趋 磁细菌为5株.16S rRNA 经常被用来作为原核生物 系统发育以及多样性研究的标志性基因,用表型方 法鉴定有困难的细菌,用 16S rDNA 序列分析能进 行准确的鉴定[15~17].由于趋磁细菌纯培养的菌株很 少,大多数未纯化的趋磁细菌是通过分析 16S rDNA 序列来确定它们的系统进化位置^[18].已发现的趋磁 细菌仅存在于变形菌门(Proteobacteria)和硝化螺菌 门(Nitrospirae)2个类群,且多数位于 α-变形菌纲 (α -Proteobacteria) 和 δ-变 形 菌 纲 (δ -Proteobacteria)^[19].

近年来,由于趋磁细菌在形态、生理以及系统发 育等方面具有多样性,趋磁细菌生态学意义被广泛 关注.最近,对于 α-变形菌纲趋磁细菌的研究提出 海洋球菌 MC-1 和海洋弧菌 MV-1 磁小体岛基因是 通过不同的横向转移途径获得^[20],这一假设与在同 一地点趋磁细菌具有显著的多样性的观测相符. 笔 者准备进一步分析不同地区、不同环境中发现的趋 磁细菌是否有显著差异.本研究对来自 GenBank 中 239 条不同地区和环境趋磁细菌的 16S rDNA 序列 进行分析,旨在通过对海洋、陆地已发现的趋磁细菌 系统进化树的构建,初步探讨趋磁细菌的地域分布 特征.

1 数据来源与分析方法

1.1 数据来源

本研究使用数据来自截止到 2009 年 3 月 10 日 在 GenBank 中搜索得到趋磁细菌的 239 条 16S rDNA 序列. 搜索关键词包括 magnetactic bacteria、 magnetospirillum、magnetotacticum 等,尽可能包括所 有趋磁细菌的 16S rDNA 序列 ,并进行必要的甄别, 删除非趋磁细菌的 16S rDNA 序列.

1.2 数据整理与分析方法

将得到的 16S rDNA 序列进行 BLAST 比对 (http://www.ncbi.nlm.nih.gov),获得每条序列相 似性最高的序列,结合提交者在 GenBank 序列时对 其描述,大体确定趋磁细菌的分类地位,即归属于哪 个纲.利用 Bioedit 软件对所有趋磁细菌的 16S rDNA 序列进行相似性分析.Stackebrandt 等^[21]认 为,16S rDNA 相似性 > 97% 可以认为属于一个种, 对于同一地点、同一次提交的序列中若 2 条序列的 相似性 > 97% ,则认为两者为同一种趋磁细菌的序 列,只保留其中一个.对所有序列进行整理,按生境 (海洋与淡水)、分类地位、发现国家或地点、以及 16S rDNA 序列的长度等进行归类,分别统计,并统 计海洋、淡水趋磁细菌中各纲所占比例.

由于所提交序列长度不一,利用趋磁细菌 16S rDNA 序列的前段(约1000 bp)、中段(约500 bp)、 后段(约800 bp)分别进行系统进化树分析,同时从 中挑选16S rDNA 全长序列,进行系统进化分析.系 统进化分析是应用 MEGA4.0 软件利用 N-J 法构建 系统进化树实现的.

同时,就不同形态(球形或卵球形、螺旋形或弧形)的趋磁细菌进行分析,对不同生境(海洋、淡水)的趋磁细菌进行分析,对不同地域的趋磁细菌进行比较分析,以寻求其规律性.

2 结果与分析

2.1 原始数据整理

从 GenBank 中共搜索到趋磁细菌 16S rDNA 序 列 239 条,其中海洋(大洋与近岸)、淡水趋磁细菌 的序列分别为 123 条、116 条.利用 Bioedit 软件对获 得的 16S rDNA 序列进行相似性分析,对在同一地 点、同一时间发现的趋磁细菌的序列,若其相似性 > 97% 视为同一序列^[21],重复提交的序列只保留一 个.去除重复序列后,海洋、淡水趋磁细菌序列分别 为 55 条、82 条,共计 137 条,见表 1.

在 137 条不同的趋磁细菌序列中, α-变形菌纲 的序列最多(84 条),其次为硝化螺菌门(20 条),δ-变形菌纲(19 条),而其它变形菌纲的趋磁细菌序列 较少.海洋、淡水环境中各纲趋磁细菌所占比例如图 1 所示.

目前,趋磁细菌的发现地点主要集中在中国、美

	-				
分类地位	生境	总序列数	97% ID 序列数 ¹⁾	全长序列数 ²⁾	发现地点
α-Proteobacteria	Freshwater	91	60	31	美国、巴西、德国、日本、中国密云水库
	Marine	35	25	20	美国、巴西、德国、法国、中国胶州湾
β-Proteobacteria	Freshwater	1	1	1	中国
	Marine	2	2	0	美国
γ-Proteobacteria	Freshwater	2	2	0	中国
	Marine	14	7	1	美国、中国胶州湾
δ-Proteobacteria	Freshwater	1	1	1	日本
	Marine	69	18	6	美国、巴西 ,南大西洋
ε -Proteobacteria	Marine	3	3	0	美国、中国胶州湾
Nitrospiraee	Freshwater	21	20	4	德国、中国密云水库
合计		239	137	64	

表1 趋磁细菌种数统计(据提交 GenBank 的 16S rDNA 序列数统计) Table 1 Magnetotactic bacteria statistics (according to the 16S rDNA submitted to the GenBank)

1)97% ID 序列: 在同一地点、同一段时间发现,并提交 GenBank 16S rDNA 序列中,进行相似性比对,相似性 >97% 的序列可能为同一种趋磁细 菌,按一种进行的统计; 2)全长序列 97% ID 序列中 16S rDNA 为全长或近全长的序列,长约1 500 bp



图1 趋磁细菌各纲所占比例

Fig. 1 Classification proportion of magnetotactic bacteria

国、德国、日本、巴西等,其中以中国最多(提供序列 53条).各地发现的趋磁细菌均以α-变形菌纲居多, 而在美国发现的是以δ-变形菌纲占优势.

2.2 趋磁细菌系统进化分析

由于所得到的 137 条趋磁细菌的 16S rDNA 序 列的长度不一,无法直接对所有序列进行系统进化 树的构建.分别取 16S rDNA 的前段(约1000 bp)、 中段(约500 bp)、后段(约800 bp),进行趋磁细菌 的系统进化树的构建(图2).

从各变形菌纲中挑选典型序列,比较其在3种 系统进化树中的位置.结果发现,3种进化树形状大 体一致,同时,所选序列在系统进化中的大体位置是确定的,但由于序列长度较短,信息有限,且长度不 是非常一致,所做的进化树的可靠性并不是很高,往 往会出现一定的误差,准确性不高.为此,本研究挑 选其中 16S rDNA 全长序列(约1 500 bp),共 64 条 序列,构建了较为精确的系统进化树,并进行了比较 分析(图3).比较图2 与图3 的结果,发现进化树的 形状大体一致.

从系统进化树中可以看出海洋趋磁细菌与陆地 淡水趋磁细菌聚类分区明显,各自分区聚类在一起, 但也有少数例外(图3).不同菌体形态的趋磁细菌 聚类分区也比较明显,以MC-1、MO-1^[22]为代表的 球形或卵球形的趋磁细菌组成α-变形菌纲的一个 主要分支,而螺旋形或弧形的趋磁细菌(如AMB-1、 MS-1等)形成另一分支.并且,球形或卵球形的趋磁 细菌数量(70%)多于螺旋形或弧形(30%),这与实 际观察结果也是一致的^[23,24];而目前已获得纯培养 的菌株大多位于螺旋形或弧形趋磁细菌的分支上. 此外,多细胞趋磁原核生物均属于δ-变形菌纲.

2.3 不同区域的趋磁细菌比较

2.3.1 海洋与淡水趋磁细菌比较

对海洋与淡水趋磁细菌进行比较,图1显示,在 淡水中 α-变形菌纲的趋磁细菌占绝对优势 (72.0%),而在海洋中的趋磁细菌以α-变形菌纲 (45.5%),δ-变形菌纲(32.7%)居多,还发现了ε-变形菌纲的序列.另外,在淡水中发现了属硝化螺菌 门的趋磁大杆菌,在海洋中发现了多细胞趋磁原核 生物.同时,从图3的进化树中也可以看出,海洋与 淡水趋磁细菌彼此相似性较低,系统进化位置差别 明显.



Fig. 2 Phylogenetic trees based on partial sequence of 16S rDNA of magnetotactic bacteria



图 3 趋磁细菌的系统进化树(全长序列) Fig. 3 Phylogenetic tree based on full-length 16S rDNA of magnetotactic bacteria

对青岛胶州湾(海水)与北京密云水库(淡水) 发现的趋磁细菌进行分析发现(图4),两地区发现 的趋磁细菌差异明显.在密云水库发现的趋磁细 菌^[25 26]分别属 α-变形菌纲、硝化螺菌门.α-变形菌 纲的趋磁细菌自聚一支,两两之间相似性较高 (90%以上).胶州湾发现的趋磁细菌^[23 24]分别属 α 和 γ 变形菌纲.α-变形菌纲的趋磁细菌分散地形成 了多个分支,彼此相似性较低(最高为93%,最低为 77%).但胶州湾发现的QHL(球形)与密云水库发 现的球形菌相似性较高(达90%).另外,密云水库 发现的属硝化螺菌门是趋磁大杆菌,与德国 Chiemsee 湖等淡水环境中发现的趋磁大杆菌 *Magnetobacterium bavaricum* 相似性高达97%^[25,27]. 在胶州湾发现了多细胞趋磁原核生物(研究结果将 另文报道).

2.3.2 不同海区海洋趋磁细菌比较

比较近海(中国、美国、巴西等近海)与大洋中 发现的的趋磁细菌,在南大西洋中发现的趋磁细菌 都属 δ-变形菌纲^[11],且与近海发现的属 δ-变形菌纲 的多细胞趋磁原核生物^[28-30]和趋磁螺菌 RS-1^[31,32] 相似性仅为 85%,初步显示大洋中的趋磁细菌与近 海的相似性很低.而在近海除未发现属硝化螺菌门 的趋磁细菌外,在变形菌门的各纲中趋磁细菌均有 发现.排除对大洋研究较少的因素外,近海的趋磁细



●黑体加粗为参照菌株



Fig. 4 Phylogenetic tree based on 16S rDNA of magnetotactic bacteria in Chinese Jiaozhou Bay(unbold)

菌资源丰富.

将从太平洋沿岸的中国胶州湾发现的趋磁细 菌^[23,24] 与从大西洋沿岸的美国 Narragansett 和 Buzzards 湾等地发现的趋磁细菌^[28,29,33]进行比较 (图5),显示美国发现的趋磁细菌以δ-变形菌纲中 的多细胞趋磁原核生物居多,而在胶州湾α-变形菌 纲的占绝对优势.但单独比较两地的α-变形菌纲的 趋磁细菌,相似性却较高,部分细菌共同形成了一个 分支,最大相似性达97%.值得一提的是,胶州湾也 发现了多细胞趋磁原核生物,但两者相似性如何有 待于进一步的研究.

将同属大西洋沿岸美国 Narragansett 和 Buzzards 湾等地^[28 29 33]与巴西 Itaipu lagoon 和 Araruama lagoon 等地^[30 34]的趋磁细菌进行比较,图 6显示 2 处发现的趋磁细菌相似性较高,往往共同 形成单独的分支.但美国沿岸的趋磁细菌多样性更 丰富一些.

2.3.3 不同地域淡水趋磁细菌比较

就中国密云水库^[25,26]与德国 Chiemsee 湖等淡 水环境^[27,35,36]的趋磁细菌相比较,除硝化螺菌门的 大杆菌外,其余均为 α-变形菌纲,两地发现的趋磁 细菌种类是一致的,相似性也较高(图7),往往形成 共同的分支.随着研究的深入,将进一步揭示出不同 地理分带湖泊的趋磁细菌多样性特征.

3 讨论

对不同区域的趋磁细菌系统进化分析表明,相 似性高的趋磁细菌多生活在相近的环境中.如已获 得纯培养的3株趋磁螺菌,AMB-1(D17514)³⁸¹、 MSR-1(Y10109)³⁷¹和 MS-1(Y10110)⁵³⁷¹三者的 相似性均在97%以上,它们分别是在日本、德国和 美国湖泊中发现的;2株可培养的趋磁螺菌QH-2 (EU675666)、MMS-1(EU861390)的相似性达97%, 分别是在青岛汇泉湾和美国近海发现的;密云水库

and Chinese Miyun reservoir(bold)





●黑体加粗为参照菌株



发现的1株趋磁大杆菌(EU780676、EU780678、 EU780679 ^{↓25]}与德国 Chiemsee 湖泊发现的大杆菌 (X71838 ^{↓27]}相似性达 97%.此外,目前发现的多细 胞趋磁原核生物^[11 28~30]均在海洋中发现,并且发现 地点多为海岸带.由此表明,趋磁细菌的分布可能有 区域性特征,趋磁细菌可能是作为"土著"生活在世 界各地.在特定环境下,趋磁细菌经过长期进化形成 了与当地环境相适应的趋磁细菌类型.

有学者认为,趋磁细菌的起源是多源的,而且基 于氧化铁型的趋磁细菌和基于硫化铁型的趋磁细菌 是各自单独进化的^[39].还有学者认为,趋磁细菌的 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^[40].对已发现的海洋趋磁细菌 和不同形态趋磁细菌进行系统进化分析,多细胞趋 磁原核生物以及 16S rDNA 序列相似性很高的趋磁 细菌在不同地区均有发现,趋磁细菌的分布有地域 性特征,也为趋磁细菌的起源是多源的提供了一个 证据.并且,除基于氧化铁型的趋磁性和基于硫化铁 型的趋磁细菌是各自单独进化的之外,海洋和淡水 的趋磁细菌也可能是单独进化的,不同形态的趋磁 细菌,尤其是 α-变形菌纲的趋磁细菌也可能是各自 单独进化的.但对于同一环境中趋磁细菌,尤其是彼 此之间相似性较低的趋磁细菌,不能排除它们相互 之间磁小体合成相关基因横向转移的可能.也有研 究表明不同环境中的趋磁细菌也可能存在磁小体基 因的横向转移^[20].

海洋趋磁细菌 16S rDNA 序列大多聚在一起,





与淡水或土壤中发现的趋磁细菌形成的分支区分比 较明显.相似性较高的趋磁细菌生活在相似的生境 中,这有可能是因为环境中相似的条件如氧气浓度、 盐度、所含元素种类等,作为进化压力促使趋磁细菌 向同一方向进化,形成了相似的趋磁细菌.而不同的 环境条件下,趋磁细菌经过长期进化形成了适应生 活环境的不同类型的趋磁细菌.

虽然多数相似性高的趋磁细菌存在于相似的生 境中,但也有例外.在德国一个富营养化的湖泊发现 的趋磁球菌(X81184)与在巴西礁湖中发现的趋磁 球菌(Y13214),在 α-变形菌纲中形成一个小分支, Bioedit软件分析两者相似性为95%.换句话说,在 迥然不同的生态环境中发现了16S rDNA 序列比较 接近的趋磁细菌.有可能是2株趋磁细菌在独立进 化的过程中趋同进化,而形成了相似的趋磁细菌类 型,这有可能是进化偶然,也有可能是环境中某些环 境因子(如氧气浓度等),作为进化压力促使趋磁细 菌向同一方向进化.但人们并不能完全肯定这2株 趋磁细菌确实为具有相同功能的一种细菌,正如引 起痢疾的病原菌与普通大肠杆菌一样,虽然它们的 16SrDNA相似性>97%,系统进化分析认为是同一 种细菌,但是它们的生理机制迥异,行使不同的功 能.对于趋磁细菌以及其它具有特定功能的一类细 菌而言,基于功能基因或全基因组的分类可能比基 于 16SrDNA构建细菌的系统进化树具有更大的 意义.

本研究的分析结果受到目前 GenBank 中趋磁 细菌的 16S rDNA 序列数量的限制. 随着对趋磁细 菌研究的深入,如趋磁细菌分离培养技术的改进获 得更多的纯培养菌株,更多种类、更大数量趋磁细菌 的发现,以及趋磁细菌分子和基因水平方面的研究 的深入,必然能使人们获得更全面的关于不同地域





Fig. 7 Phylogenetic tree based on 16S rDNA of magnetotactic bacteria in Germany (unbold) and Chinese miyun reservoir(bold)

趋磁细菌的生态信息,并为进一步认识趋磁细菌环 境意义和应用前景提供帮助.

4 结论

不同区域的趋磁细菌系统进化分析发现趋磁细 菌具有比较明显的生态分布特征,海洋、淡水环境中 的趋磁细菌区分明显,近海与大洋的趋磁细菌也有 明显的差别.而同为海洋或淡水的环境中,趋磁细菌 相似性较高,反映生态环境与趋磁细菌的类型相关 性密切.这些观测都暗示着在长期演化过程中环境 条件作为重要的进化压力,促使趋磁细菌向同一方 向进化(相似环境形成了相似的趋磁细菌类型)或 多方向进化(不同环境形成了的不同趋磁细菌类 型),趋磁细菌的起源可能是多源的.

参考文献:

- [1] Faivre D, Schüler D. Magnetotactic Bacteria and Magnetosomes
 [J]. Chem Rev , 2008 ,108 (11) 4875-4898.
- [2] Frankel R B. The discovery of magnetotactic / magnetosensitive bacteria [J]. Chin J Oceanol Limnol , 2009 , 27(1):1-2.
- [3] Bellini S. On a unique behavior of freshwater bacteria [J]. Chin J Oceanol Limnol , 2009 , 27(1) 3-5.
- [4] Bellini S. Further studies on "magnetosensitive bacteria" [J]. Chin J Oceanol Limnol, 2009, 27(1) 5-12.
- [5] Blakemore R P. Magnetotactic bacteria [J]. Science , 1975 , 190 (4212) 377-379.
- [6] Bazylinski D A , Garratt-Reed A J , Frankel R B. Electron-

microscopic studies of magnetosomes in magnetotactic bacteria [J]. Microsc Res Tech , 1994 , **27**(5) 389-401.

- [7] Rodgers F G, Blakemore R P, Blakemore N A, et al. Intercellular structure in a many-celled magnetotactic prokaryote
 [J]. Arch Microbiol, 1990, 154(1):18-22.
- [8] Bazylinski D A, Frankel R B, Jannasch H. Anaerobic magnetite production by a marine magnetotactic bacterium [J]. Nature, 1988, 334(6182) 518-519.
- [9] Blakemore R P. Magnetotactic bacteria [J]. Annu Rev Microbiol, 1982, 36(1) 217-238.
- [10] Bazylinski D A, Moskowitz B M. Microbial biomineralization of magnetic iron minerals: Microbiology, magnetism and environmental significance [J]. Rev Mineral Geochem, 1997, 35(1):181-223.
- [11] Petermann H, Bleil U. Detection of live magnetotactic bacteria in South Atlantic deep-sea sediments [J]. Earth Planet Sci Lett, 1993, 117(1-2) 223-228.
- [12] Schüler D. Formation of magnetosomes in magnetotactic bacteria
 [J]. J Mol Microbiol Biotechnol , 1999 , 1(1):79-86.
- [13] Bazylinski D A, Frankel R B. Magnetosome formation in prokaryotes [J]. Nat Rev Microbiol, 2004, 2(3):217-230.
- [14] 王子峰,高峻,肖天,等. 趋磁细菌的分子生物学研究进展 [J].应用与环境生物学报 2006,12(2):287-291.
- [15] 刘毅 韩金祥. 16S rRNA 基因在脑脊液细菌鉴定中的应用 [J]. 临床检验杂志 2002 20(4):245-246.
- [16] Harmsen D , Karch H. 16S rDNA for diagnosing pathogens : a living tree [J]. ASM News , 2004 , 70(1):19-24.
- [17] Woese C R. Bacterial evolution [J]. Microbiol Rev , 1987 , 51
 (2) 221-217.

- [18] Thornhill R H, Burgess J G, Matsunaga T. PCR for direct detection of indigenous uncultured magnetic cocci in sediment and phylogenetic analysis of amplified 16S ribosomal DNA [J]. Appl Environ Microbiol , 1995 , 61(2) ;495-500.
- [19] Frankel R B , Blakemore R P. Iron biominerals [M]. New York : Plenum Press , 1991. 69-77.
- [20] Jogler C , Kube M , Schübbe S , et al. Comparative analysis of magnetosome gene clusters in magnetotactic bacteria provides further evidence for horizontal gene transfer [J]. Environ Microbiol , 2009 , 11(5):1267-1277.
- [21] Stackebrandt E, Goebel B M. Taxonomic note : a place for DNA-DNA reassociation and 16S rRNA sequence analysis in the present species definition in bacteriology [J]. Int J Syst Evol Microbiol, 1994, 44(4):846-849.
- [22] Lefèvre C T , Bernadac A , Yu-Zhang K , et al. Isolation and characterization of a magnetotactic bacterial culture from the Mediterranean Sea [J]. Environ Microbiol , 2009 , 11 (7): 1646-1657.
- [23] Pan H M, Zhu K L, Song T, et al. Characterization of a homogeneous taxonomic group of marine magnetotactic cocci within a low tide zone in the China Sea [J]. Environ Microbiol, 2008, 10(5):1158-1164.
- [24] 邢素娥,潘红苗,朱开玲,等.青岛汇泉湾海洋趋磁细菌多样 性研究[J].高技术通讯,2008,18(3),312-317.
- [25] Lin W, Li J H, Schüler D, et al. Diversity analysis of magnetotactic bacteria in Lake Miyun, northern China, by restriction fragment length polymorphism [J]. Syst Appl Microbiol, 2009, 32(5) 342-350.
- [26] Lin W, Tian L X, Li J H, et al. Does capillary racetrack-based enrichment reflect the diversity of uncultivated magnetotactic cocci in environmental samples ? [J]. FEMS Microbiol Lett, 2008, 279(2):202-206.
- [27] Spring S, Amann R, Ludwig W, et al. Dominating role of an unusual magnetotactic bacterium in the microaerobic zone of a freshwater sediment [J]. Appl Environ Microbiol, 1993, 59 (8) 2397-2406.
- [28] Simmons S L, Sievert S M, Frankel R B, et al. Spatiotemporal distribution of marine magnetotactic bacteria in a seasonally stratified coastal salt pond [J]. Appl Environ Microbiol, 2004, 70(10) 6230-6239.
- [29] Simmons S L , Edwards K J. Unexpected diversity in populations of the many-celled magnetotactic prokaryote [J]. Environ

Microbiol , 2007 , 9(1) 206-215.

- [30] Abreu F, Martins J L, Silveira T S, et al. 'Candidatus Magnetoglobus multicellularis', a multicellular, magnetotactic prokaryote from a hypersaline environment [J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57(6):1318-1322.
- [31] Sakaguchi T , Arakaki A ,Matsunaga T. Desulfovibrio magneticus sp. nov. , a novel sulfate-reducing bacterium that produces intracellular single-domain-sized magnetite particles [J]. Int J Syst Evol Microbiol ,2002 ,52(1) 215-221.
- [32] 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 [J]. FEMS Microbiol Lett , 1995 , 126(3) 277-282.
- [33] Schüler D, Spring S, Bazylinski D A. Improved technique for the isolation of magnetotactic spirilla from a freshwater sediment and their phylogenetic characterization [J]. Syst Appl Microbiol, 1999, 22(3) 466-471.
- [34] Spring S , Lins U , Amann R , et al. Phylogenetic affiliation and ultrastructure of uncultured magnetic bacteria with unusually large magnetosomes [J]. Arch Microbiol , 1998 , 169(2) :136-147.
- [35] Flies C B , Peplies J , Schüler D. Combined approach for characterization of uncultivated magnetotactic bacteria from various aquatic environments [J]. Appl Environ Microbiol, 2005, 71(5) 2723-2731.
- [36] Eden P A, Schmidt T M, Blakemore R P, et al. Phylogenetic analysis of aquaspirillum magnetotacticum using polymerase chain reaction-amplified 16s rRNA-specific DNA [J]. Int J Syst Bacteriol, 1991, 41(2):324-325.
- [37] Schleifer K H, Schüler D, Spring S, et al. The Genus Magnetospirillum gen. nov. Description of Magnetospirillum gryphiswaldense sp. nov. and Transfer of Aquaspirillum magnetotactium to Magnetospirillum magnetotactium comb. nov.
 [J]. System Appl Microbiol ,1991, 14(4) 379-385.
- [38] Kawaguchi R , Burgess J G , Matsunaga T. Phylogeny and 16S rRNA sequence of *Magnetospirillum* sp. AMB-1 , an aerobic magnetic bacterium [J]. Nucleic Acids Res , 1992 , 20 (5) :1140.
- [39] Delong E F , Frankel R B , Bazylinski D A. Multiple evolutionary origins of magnetotaxis in bacteria [J]. Science , 1993 , 259 (5096) : 803-806.
- [40] Spring S , Bazylinski D A. Magnetotactic Bacteria [J]. Prokaryotes , 2006 , 2 842-862.