

趋磁性细菌的研究进展

潘继承 李如亮* 陈少英 汪劲松

(湖北师范学院生物系 黄石 435002)

(*武汉大学生命科学院 武汉 430072)

自 1975 年 Blakemore^[1] 偶尔发现自然界中存在一类奇特的微生物——趋磁性细菌以来, 生物磁学的研究翻开了新的一页。趋磁性细菌 (Magnetotactic Bacterium) 是一类对磁场具有趋向性反应的细菌总称, 不是分类学的单位^[2]。在前 20 年中, 磁细菌的研究取得了较大的进展。

1 趋磁性细菌的运动

趋磁性细菌能吸收外界环境中的铁元素, 并在体内合成具有磁性的铁化合物颗粒, 即磁小体 (Magnetosome)。磁小体在细菌内一般是按照磁力线方向排

列, 具有极性, 从而使细菌对磁场反应敏感, 表现出相应的趋磁性反应, 即趋磁性运动。这种趋磁性运动的方向总是和外界磁场的磁力线方向保持一致^[3]。在地球的北半球, 人们找到的是趋向北极 (地磁南极) 运动的细菌; 在南半球, 则为趋向南极 (地磁北极) 运动的细菌; 赤道附近, 这两种趋向运动的细菌存在机率大致相等。

Michael^[4] 在研究自然群落的趋磁性细菌的运动

1995-09-08 收稿

后, 提出这种细菌群体在运动中有成带现象, 认为带的形成一方面取决于细胞个体之间的磁场力作用, 另一方面也取决于细菌同向平行移动时细菌个体之间的水流力作用。根据 Guehl 等^[5]的理论, 得出的结论是, 如果附近细菌为同向运动, 则水流力作用为引力, 如果异向则为斥力; 而对于磁场力而言, 则正好相反。这样, 趋磁性细菌在水中运动便形成了稳定的状态——带状分布。分布带以低于于单个细菌的速度移动, 快速运动的细菌可以穿越分布带。如果细菌的运动速度低, 以致接近于分布带的移动速度, 细菌将不能穿过而被分布带捕获偕行。当磁场方向发生逆转时, 分布带移动方向也发生反转, 而且带形将变窄拉长持续几秒钟时间, 这可能是由于位于中央的多数细菌产生的磁场作用于分布带边缘细菌的结果。

2 趋磁性细菌的分类

Blakemore 等在新版伯杰氏手册上将趋磁细菌作为单独的类群, 将它们分成二个属: “趋磁水生螺菌属”和“双丛球菌属”。目前所发现的趋磁细菌都是革兰氏阴性细菌。“趋磁水生螺菌属”的主要特征是, 形态为弧菌或杆菌, 细胞两端生有鞭毛, 胞内可积累聚- β -羟丁酸, 好氧或厌氧生长, 化能有机营养型, 以有机酸或氨基酸作为碳源, 一般不利用碳水化合物, 多存在于淡水环境中, G+Cmol% 为 49~66。此属的代表菌株是 MS-1。而“双丛球菌属”的菌株到目前为止还未获得纯培养。它们主要分布于氧分压低的水底淤泥, 细胞为球形的革兰氏阴性细菌, 以两个相邻的鞭毛丛运动, 细胞氧化酶反应为阴性, 含硫量较高, G+Cmol% 为 61~62。

迄今发现的磁细菌在形态上是多样性的^[6]: 有不同大小的单细胞球菌 (Magnetic coccus, MC), 有多细胞聚合的球菌 (Multicellular coccoid or magnetotactic many-celled prokaryote, MMP), 有不同长短的棒状杆菌 (rods of varying dimensions, MR), 还有弧形菌 (Marine vibrios, MV) 和螺旋状菌 (Marine spirilla, MS)。磁细菌的生理代谢类型也是多种多样的: 有厌氧型、微好氧型、兼性厌氧型和好氧型等。Spring^[7]等利用 16S rRNA 和细胞杂交技术对三种球形趋磁细菌 (CS310, CS103, CS308) 进行了研究, 发现这三种球形菌和螺旋状趋磁细菌一样均起源于同一原始细菌门。这三种球菌相互间的亲缘关系

较近, 而且许多生理特性也较类似。值得注意的是, 基因型的多样性导致三种球菌在趋向运动上的不同。在同样的磁场条件下, CS103 聚集在琼脂表面, CS308 则避开这一区域, 而 CS310 则在整个分布区域内作趋磁运动。Burgers^[8]等通过分析螺旋状趋磁细菌的 16S rRNA 序列, 研究了它的系统发育情况, 发现几种螺旋状趋磁细菌 AMB-1、MGT-1、MS-1、MSR-1 都起源于原始细菌门的 α -亚群。它们之间的遗传关系见图 1。

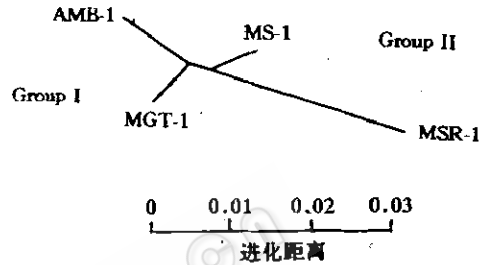


图 1 四种螺旋型趋磁性细菌之间的遗传关系

根据这四种菌 (AMB-1、MGT-1、MS-1 和 MSR-1) 对氧的需求量又可将分为两组。其中兼性厌氧菌 AMB-1 和 MGT-1 属于第一组而厌氧菌 MS-1 和 MSR-1 属于第二组。这两组细菌在 DNA 的 G+C 含量以及过氧化氢酶、氧化酶活性上存在着明显差异。DeLong^[9]等研究了趋磁细菌的系统发育, 提出了趋磁细菌的多途径进化观点。绘出了趋磁细菌亲缘关系的图谱 (图 2)。

系统进化研究表明, 所有的趋磁细菌中凡合成铁氧化物型磁小体的细菌起源于原始细菌门的 α -亚群, 而合成铁硫化物型磁小体的细菌起源于原始细菌门的 δ -亚群。这两个亚群的演化过程是各自独立进行的。

3 趋磁性细菌的生态分布

自 Blakemore 发现趋磁细菌以来, 在地球南、北半球的海水、湖泊和土壤之中陆续发现了趋磁细菌。通过对趋磁细菌的生境研究, 发现不同种类的磁细菌分布在水体中的不同深度, 形成不同的分布区域。这种分布是由水体中溶解性铁源浓度以及溶解氧或硫的浓度所决定的。一般情况下, 随着水层深度的增加, 溶解氧浓度下降, 而溶解性硫的浓度增加。因而存在于上层水面和深淡水水域的种类, 属于微好氧或兼性

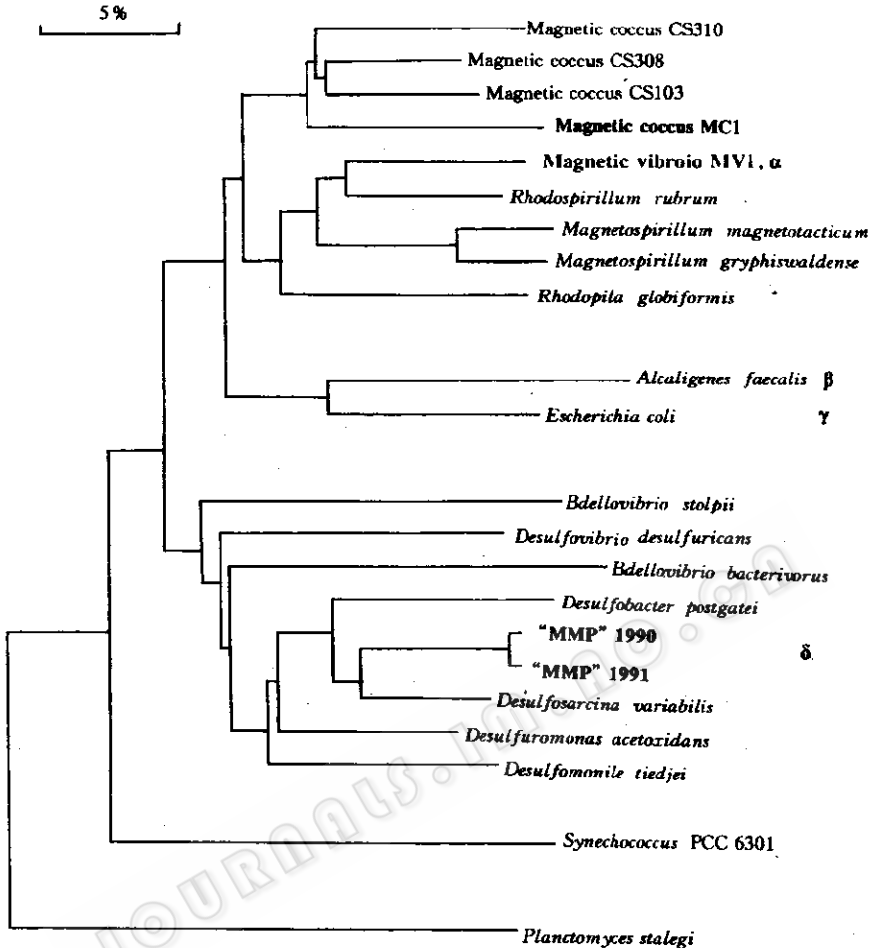


图2 部分趋磁细菌系统进化的位置和它们与 Proteobacteria 门中代表菌的亲缘关系

厌氧细菌，它们合成的磁小体为铁氧化物型。而那些存在于深的海水区域或底泥、土壤中的趋磁细菌属于厌氧性种类。它们以合成铁硫化物型的磁小体为特征。Bazylinski^[10]等研究了磁细菌 MMP 合成铁硫化物型磁小体的过程，发现趋磁细菌在合成磁小体时，环境中溶解的铜元素经生物矿化同时附着在磁小体上。

4 磁小体的组成及其晶体特征

趋磁性细菌的一个主要特征是胞内具有磁小体。根据细菌种类的不同，磁小体的组成也有所不同。按组成可分为两类，一类是铁氧化物型的磁小体，其主要成分是 $\text{Fe}^*(\text{Fe}_3\text{O}_4)$ ；另一类是铁硫化物型的磁小体，其主要成分是 $\text{Fe}^*(\text{Fe}_7\text{S}_8)$ 。磁小体的大小一般在 250 ~ 1000 Å 之间^[3]，正好处在稳定的单畴晶体范围

之内。磁场取向易受热能影响，因而不产生残留磁化。同时，它们的磁距比普通的顺磁性大得多，并具有超顺磁性的性质。磁小体的单晶性对细菌的趋磁性是适宜的。单个磁小体的形态、大小可依细菌种类的不同而不同，因而磁小体的晶型便为磁细菌的种类特征^[11]。目前观察到的磁小体晶型有平截六面体棱柱形、平面八面体棱柱形、泪滴形或雪片形。磁小体在同一菌种中的晶型严格特异性，是由于它的合成处在严格调控下进行的。细菌的生长条件和胞内结构以及磁小体的膜对晶体的成型和大小均起着重要作用。

5 生理学研究

Paoletti^[12]等通过研究发现，MS-1 在铁源浓度不低于 $5\mu\text{mol/L}$ ，一般为 $20\mu\text{mol/L}$ 时，能产生一

种铁的螯合物——氧肟酸，它在细胞摄取铁盐时起重要作用。Matsnaga^[13]等用螺旋状趋磁菌 AMB-1，研究了两种呼吸链抑制剂对 AMB-1 的生长以及磁小体合成能力的影响。AMB-1 在微好氧条件下和好氧条件下均能合成磁小体，但好氧时氧分压过高，它只能生长而不合成磁小体。呼吸链抑制剂 HQNO (2-heptyl-1,4-hydroxyquinoline N-Oxide)、KCN、Dicumarol 均能抑制 AMB-1 在好氧条件下生长。HQNO 和 KCN 不影响 AMB-1 在微好氧条件下的生长和合成磁小体，但 Dicumarol 影响。通过对铁还原能力的研究表明，Dicumarol 在微好氧条件下能抑制铁的还原，而 KCN 和 HQNO 则不产生影响。O'Brien^[14]等采用光谱分析法分析了 MS-1 的电子传递链成分，发现它含有 a-、a₁-、b-、c-、cd₁- 和 o- 型血红素，a- 型和 b- 型位于细胞膜上，约 70% 的 c- 型血红素呈溶解状态。溶解态的 C₅₅₁ 以两种形式存在，一种是分子量为 17ku 的单体复合物，起固定 CO 作用，一种是与 a₁- 型血红素组成复合物，作为氮还原酶的一部分。a₁- 型和 o- 型血红素是 MS-1 微好氧生长时一条呼吸链上的成分。

6 生物化学研究

Paoletti^[12]在研究铁螯合物氧肟酸时，发现在铁源浓度较高的培养条件下产生氧肟酸时，细菌外膜上增加了三种蛋白质，分子量分别在 72ku、76ku 和 85ku。这三种蛋白质同氧肟酸的合成、分泌有密切关系。而在低浓度铁源(5μmol/L)培养条件下，细菌外膜上没有这三种蛋白质，也不产生氧肟酸。Gorby^[15]等研究了 MS-1 的磁小体膜的特性，将膜蛋白的析出液进行了琥珀酸脱氢酶的活性检测，证实琥珀酸脱氢酶的存在。通过对 MS-1 细胞膜的外膜蛋白、内膜蛋白以及磁小体膜蛋白的 SDS-PAGE 电泳比较，发现磁小体膜蛋白的组成与细胞膜蛋白的组成大体相同。经双向电泳发现比较，磁小体膜蛋白的组分明显区别于细胞膜蛋白组分，主要为两种蛋白质，分子量分别为 15.5ku 和 16.5ku。

Sakaguchi^[16]研究了磁细菌 MS-1 在好氧与微好氧条件下生长时，菌体内蛋白的组成变化。经 SDS-PAGE 电泳比较，发现 MS-1 在微好氧条件下培养时，能产生一种好氧条件下没有的蛋白质，分子量约

为 140ku，但它的功能还没有确定。

Tamegai^[17]等从 MS-1 中纯化到一种新型的血红素蛋白，称为细胞色素 α₁。还原状态时，细胞色素 α₁ 于 592nm、550nm 和 450nm 波长有吸收峰；氧化状态时，在 437nm 处有吸收峰。尽管 α₁ 的光学特性类似于细胞色素 a₁，但它不含血红素 a 分子。通过组成分析，发现细胞色素 α₁ 由两种亚基组成，分子量分别为 41ku 和 17ku。细胞色素 α₁ 没有细胞色素 c 的氧化活性，表明它不是细菌的终端氧化酶，而且它在趋磁细菌中的含量大大超过非趋磁细菌。可以推断，细胞色素 α₁ 可能与细菌体内磁小体合成有关。

7 遗传学研究

Waleh^[18]利用 *Escherichia coli* K12 作为宿主，用柯斯质粒 pLAFR₃ 和 C₂RB 作为载体，对磁细菌 MS-1 的少数基因进行了克隆研究，证实了 MS-1 体内有关 Leu 和 Pro 生物合成的基因是非连锁的。

Matsunaga^[19]等把转座子 Tn5 转入磁细菌 AMB-1 的染色体上。从不同的突变株上获取不同的基因片断，再转入到 *E. coli* 内。经与 MS-1 的 DNA 杂交检测以及同源序列分析，证实染色体上有三个部分片断参与了磁小体的合成，但它们是否起主要作用？作用机制如何？还有待于进一步研究。

趋磁性细菌的独特生化组成和结构，引起了科学家的研究兴趣。研究成果已陆续用于生物工程技术、临床医药的研制及磁性材料的开发等领域。随着科研工作的深入，趋磁性细菌将更为广泛地应用于人们的日常生活。

参 考 文 献

- [1] Blakemore RP. *Sci.*, 1975, 19: 377 ~ 379.
- [2] 卫扬保, 张洪霞, 姜伟, 等. 武汉大学学报(自然科学版), 1994, 6: 115 ~ 120.
- [3] 徐浩洋. 科学(中译本), 1982, 4: 8 ~ 12.
- [4] Michael JC, Dudney AW. *Journal of General Microbiology*, 1993, 139: 1671 ~ 1680.
- [5] Guell DC, Brenner H, Frankel RB. *Journal of Theoretical Biology*, 1988, 135: 525 ~ 542.
- [6] Stolz JF. *Journal of General Microbiology*, 1993, 139: 1663 ~ 1670.
- [7] Spring S, Mann RA, Ludwig W. *Appl. Microbiol.*, 1992, 15: 116 ~ 122.
- [8] Burgess JG, Kawaguchi R, Sakaguchi T. *Journal of Bacteriology*, 1993, 175: 6989 ~ 6994.

- [9] Delong EF, Frankedl RB, Bazyliniski DA. *Sci.* 1993, **259**: 803 ~ 806.
- [10] Bazyliniski DA, Reed AJG, Abedi A. *ARCH Microbiol.*, 1993, **160**: 35 ~ 42.
- [11] Fiona M, Mann S, Heywood BR. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. Biol. Sci.*, 1993, **251**: 231 ~ 236.
- [12] Paoletti LC, Blakemore RP. *Journal of Bacteriology*, 1986, **167**: 73 ~ 76.
- [13] Matsnaga T, Tsujimura N. *Applied Microbiology Biotechnology*, 1993, **39**: 368 ~ 371.
- [14] O'Brien W, Paoletti LC, Blekemore RP. *Current Microbiology*, 1987, **15**: 121 ~ 127.
- [15] Gorby YA, Beveridodge TJ, Blakemore RP. *Journal of Bacteriology*; 1988, **170**: 834 ~ 840.
- [16] Sakaguchi T. *FEMS Microgiol. Lett.*, 1993, **107**: 169 ~ 173.
- [17] Tamegai, Hidoyuki, Yamanaka T. *Biochemia at Biophysica Acta*, 1993, **1158**: 237 ~ 243.
- [18] Waleh NS. *Mol. Gen Genal.*, 1988, **214**: 592 ~ 594.
- [19] Matsunaga T, Nakamata C, Burgess JG. *Journal of Bacteriology*, 1992, **174**: 2748 ~ 2753.