

# 金属还原菌希瓦氏菌厌氧呼吸能力及其 在环境修复中的研究进展

肖翔<sup>1,2</sup> 吴勇民<sup>1</sup> 徐灿灿<sup>1</sup> 曹丹鸣<sup>2</sup> 王明娜<sup>1</sup> 马晓波<sup>1</sup> 杜道林<sup>1,2\*</sup>

(1. 江苏大学 环境学院 江苏 镇江 212013)

(2. 江苏大学 现代农业装备与技术教育部重点实验室 江苏 镇江 212013)

**摘要:** *Shewanella oneidensis* MR-1 是一种模式金属还原菌, 它能够在厌氧条件下, 将多种金属化合物和人工合成染料等作为电子受体还原代谢。因此, 该菌常常被用于生态修复等研究。厌氧条件下, *S. oneidensis* MR-1 能够将细胞质内或细胞内膜产生的电子通过定位于细胞内膜、细胞膜周质和细胞外膜上的 *c*-血红色素蛋白或还原酶所组成的具有多样性的电子传递系统, 最终传递到存在于细菌细胞外环境中的电子受体。通过对多种电子传递过程的介绍, 进一步阐明其对污染物修复和纳米材料合成的机理, 从而为未来对该类微生物的利用和开发提供更为充分的理论依据。

**关键词:** 希瓦氏菌, 电子受体, 电子传递系统, 厌氧呼吸, 生物修复

## Anaerobic respiratory capabilities of a metal-reducing microorganism *Shewanella* and its application in environmental remediation

XIAO Xiang<sup>1,2</sup> WU Yong-Min<sup>1</sup> XU Can-Can<sup>1</sup> CAO Dan-Ming<sup>2</sup>

WANG Ming-Na<sup>1</sup> MA Xiao-Bo<sup>1</sup> DU Dao-Lin<sup>1,2\*</sup>

(1. School of Environment, Jiangsu University, Zhenjiang, Jiangsu 212013, China)

(2. Key Laboratory of Modern Agriculture Equipment and Technology of Ministry of Education, Jiangsu University, Zhenjiang, Jiangsu 212013, China)

基金项目: 国家自然科学基金项目(No. 20907050, 30970556, 31170386); 江苏大学科研启动基金项目(No. 10JDG126, 09JDG020)

\*通讯作者: Tel: 86-511-88790955; 邮箱: ddl@ujs.edu.cn

收稿日期: 2012-06-03; 接受日期: 2012-08-22

**Abstract:** *Shewanella oneidensis* MR-1, a model dissimilatory metal-reducing bacterium, can effectively utilize many metal compounds and artificial synthetic dyes as electron acceptors to anaerobic respiration. Therefore, it is often used in the study of environmental remediation. Under anaerobic condition, electrons, produced by catabolism of carbon source in cytoplasm of *S. oneidensis* MR-1, are transferred through multiple electron transfer systems which were composed by 42 types of *c*-type cytochromes or reductases located in inner membrane to outer membrane, and finally to electron acceptors out of the cells. In this review, types of electron transfer mechanism for anaerobic respiration are introduced to facilitate a deeper understanding to the mechanism of pollutant biodegradation and nanomaterial synthesis. Thus, this review is beneficial to providing an adequate theoretical basis for the application of this strain in bioremediation

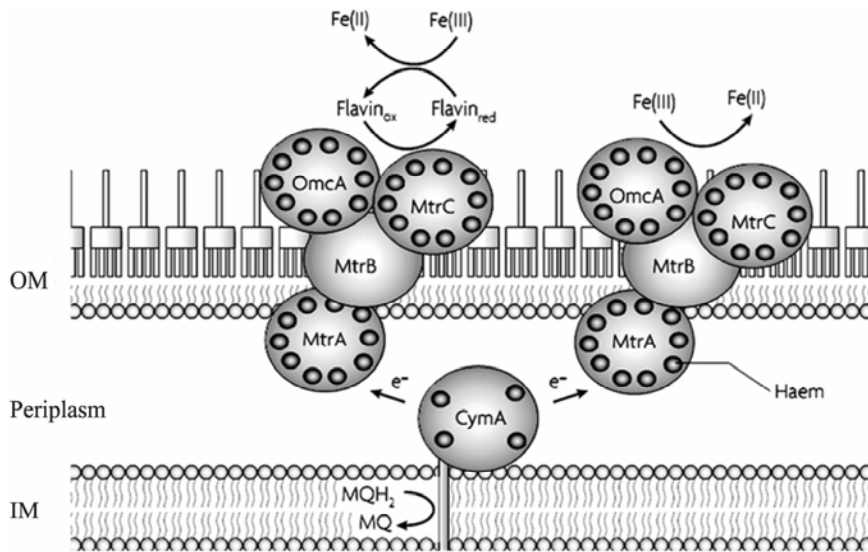
**Keywords:** *Shewanella*, Electron acceptor, Electron transfer system, Anaerobic respiration, Bio-remediation

1988年, Myers等在Science杂志上首次报道革兰氏阴性菌 *Alteromonas putrefaciens* MR-1 (后来重新命名为 *Shewanella oneidensis* MR-1), 能够在厌氧条件下利用  $\text{MnO}_2$  作为电子受体维持厌氧呼吸<sup>[1]</sup>, 并由此开启了 20 余年以 *Shewanella* 菌为代表的金属还原细菌研究热潮。现如今已经报道的 *Shewanella* 菌共有 44 种, 其中已有 24 个菌株进行了全基因组或部分基因组测序<sup>[2]</sup>。*Shewanella* 之所以引起环境微生物学界的关注, 主要是由于它能利用广泛的电子受体进行呼吸生长的能力。特别是其在厌氧条件下, 能够利用许多物质作为其电子受体, 将菌体代谢产生的电子通过细胞色素所组成的电子传递路径传递给这些物质分子, 从而进行异化厌氧呼吸, 维持自身的代谢生长。迄今为止, 已经报道有数十种无机或有机物质能够在无氧条件下作为希瓦氏菌的电子受体。其中有很多物质都是环境污染物, 具有一定的毒性和危害性。因此, 希瓦氏菌无氧条件下代谢多种电子受体的特殊功能, 使其具有特殊的生态修复潜力及生物应用功能<sup>[2]</sup>。因此, 本文以模式菌株 *S. oneidensis* MR-1 为对象, 阐述希瓦氏菌厌氧呼

吸的电子传递机制, 并探讨其在环境修复中的潜在应用价值。

## 1 希瓦氏菌金属呼吸代谢系统(Mtr)

*S. oneidensis* MR-1 拥有一套由细胞色素蛋白所构建的金属呼吸通路。通过该通路, 希瓦氏菌能够将细胞质内产生的电子传递到胞外电子受体, 比如不溶性金属氧化物、可溶性金属离子, 以及核黄素等<sup>[3-5]</sup>。在厌氧条件下, 由碳源氧化所产生的电子流经甲基萘醌类池 (Menaquinone pool), 然后相继传递到固着于细胞质膜的细胞色素 *c* (Tetrahaem *c*-type cytochrome) CymA<sup>[4,6]</sup>、周质空间中的细胞色素 *c* (Decahaem *c*-type cytochrome) MtrA<sup>[7]</sup>, 并通过跨膜蛋白 MtrB<sup>[8]</sup>将电子传递到分布于细胞外膜的细胞色素 *c* (Decahaem *c*-type cytochrome) MtrC 和 OmcA<sup>[3,5]</sup>。Mtr 系统 (图 1) 是目前电子跨膜传递机制的研究中, 阐述最为清楚、最具有代表性的一个通路<sup>[9]</sup>。近几年的研究表明, 该通路不仅参与希瓦氏菌对于金属氧化物的异化呼吸, 还在多种有机染料污染物的还原降解中起着关键的作用。

图 1 Mtr 电子传递途径示意图<sup>[2]</sup>Fig. 1 The electron flows through the Mtr transfer pathway<sup>[2]</sup>

### 1.1 Mtr 通路调控可溶性金属和不可溶性金属的异化呼吸

微生物对于金属离子的转化在矿质元素的生物—地理—化学循环中起着核心作用。现已发现,胞外细胞色素 MtrC 和 OmcA 在不溶性金属氧化物的厌氧代谢中起着十分重要的作用。缺失这些蛋白,能够显著抑制希瓦氏菌对氧化锰<sup>[1]</sup>、氧化铁<sup>[10]</sup>、钒类化合物<sup>[11]</sup>等不溶性金属氧化物的利用。但是在对柠檬酸铁等可溶性金属离子的还原中,OmcA 所起的作用很小。这可能是由于 OmcA 主要起亲合作用,增加希瓦氏菌在这些颗粒表面附着性,从而促进希瓦氏菌对于这些物质的还原代谢<sup>[12]</sup>。

此外,包括 *S. oneidensis* MR-1 在内的多个 *Shewanella* 菌种都被证实能够自身分泌黄素类物质,并释放到培养基中<sup>[5,13-14]</sup>。黄素作为一种“电子递质”能够从 Mtr 途径中得到电子,并将电子运输到胞外的受体上,从而加速了 Mtr 途径对于电子的运输,促进希瓦氏菌的厌氧呼吸速率。

金属还原微生物的金属还原特性能够将人类活动所产生的有毒重金属以及放射性金属还原,

产生难溶物质,降低这些有毒有害物质的迁移能力,从而有效降低其环境毒性。因而希瓦氏菌在无氧条件下对多种金属元素的还原能力,使其具备重金属修复的潜在利用价值。目前国际上已经在利用希瓦氏菌的还原能力对一些重要的重金属污染物开展了生物修复研究。目前的研究已经证实,希瓦氏菌在无氧环境下能够还原多种重金属有毒污染物(Cr<sup>[15]</sup>、Co<sup>[16]</sup>)和放射性金属元素(Pd<sup>[17]</sup>、Tc<sup>[18]</sup>、U<sup>[19-22]</sup>、Pu<sup>[23]</sup>)。深入开展希瓦氏菌对这些重金属离子的厌氧还原过程研究,对于阐明矿质元素的地质演化规则以及重金属污染的修复,都具有十分深远的意义。

### 1.2 Mtr 通路参与人工合成染料的降解

随着印染工业的发展,大量未经处理的染料废水已对我国的生态环境造成严重污染<sup>[24]</sup>。近期的研究表明,从污染环境中所分离到的希瓦氏菌能够降解多种人工合成染料。据报道,*Shewanella* sp. NTOU-1 能够快速降解蒽醌染料和三苯甲烷染料<sup>[25-27]</sup>; *Shewanella* J18 能够降解多种偶氮染料<sup>[28-29]</sup>; *Shewanella decolorationis* S12 也具有很强的对偶氮染料的降解、脱色能力<sup>[30-32]</sup>等。

模式菌株 *S. oneidensis* MR-1 同样具有染料降解能力。在我们的研究中发现, 甲基橙(偶氮染料)<sup>[33]</sup>、萘酚绿 B (金属复合染料)<sup>[34]</sup>等染料均被发现能被 *S. oneidensis* MR-1 有效降解脱色。在这些染料的降解过程中, Mtr 通路起到十分重要作用。阻断 Mtr 通路能够显著降低 *S. oneidensis* MR-1 对这些染料的降解效率。此外, 额外添加电子介质(如核黄素、AQDS 等)能够加快 *S. oneidensis* MR-1 对于这些染料的降解速度。这些结果显示, 希瓦氏菌不需要表达多种特异性的降解酶, 而仅仅通过 Mtr 通路将电子在菌体表面的释放, 就能使得多种人工合成染料得到有效的脱色降解。

### 1.3 Mtr 通路影响产电呼吸的效能

微生物燃料电池(Microbial fuel cell, MFC)通过微生物在阳极室中将有机物分解并释放出电子, 从而直接产生电能。MFC 作为一种新型的废水处理技术, 可以在处理废水的过程中产生电能, 降低处理成本。希瓦氏菌是一种模式产电微生物。它能够在厌氧条件下向 MFC 阳极电极释放电子, 进行产电呼吸, 从而被广泛用于阐释 MFC 产电机理、优化装置设计、改良电极材料等多方面的研究。经过研究发现, Mtr 通路对于 *S. oneidensis* MR-1 的产电效能至关重要。当敲除 Mtr 通路相关基因, 不仅能够显著抑制其产电效率, 还能降低菌体在电极表面的富集<sup>[31]</sup>。进一步的研究发现, Mtr 通路参与电子向电极的直接释放以及通过黄素类电子递质所介导的间接传递<sup>[5]</sup>。另外, 研究还发现 Mtr 途径中的外膜色素蛋白还参与了导电基质(Conductive matrix)的构建, 在电极生物膜的形成及电子的长距离传递中起着重要作用<sup>[35]</sup>。

### 1.4 细菌还原所介导的金属纳米材料合成

传统的物理和化学方法在纳米材料的生产中不仅体现出成本高的缺点, 而且这些方法还存在着使用有毒或易燃的气体、反应条件苛刻以及生

成的纳米颗粒不稳定等诸多问题。随着人们环保意识的提高, 寻求环境友好型的高效纳米材料的绿色合成方法已经成为国际相关研究领域中的热点。近年来, 利用生物方法合成纳米材料因其成本低廉、反应条件温和、环境友好等诸多优点而成为纳米合成技术领域的一个重要研究分支。而其中微生物由于培养方便、操作容易、代谢快、耐受性强等优点而成为纳米材料生物合成中的研究热点。

通常在纳米材料的生物合成中, 微生物菌体仅仅作为合成反应的模板剂。而特殊的产电微生物能够将厌氧呼吸所产生的电子通过跨膜电子传递通路传递到细胞表面, 因而不仅可以作为模板剂, 同时还可以作为还原剂调控纳米材料的生物合成。研究表明, 厌氧条件下 *S. oneidensis* MR-1 能把 Pd(II)还原为 Pd(0)纳米颗粒并沉积于周质和细胞壁上<sup>[36]</sup>。*S. oneidensis* MR-1 还能把 AgNO<sub>3</sub>还原并生成单分散的粒径为 2 nm–11 nm 的纳米银。傅里叶红外分析表明, 纳米银外面具有蛋白/肽包被, 从而起到稳定纳米银的作用<sup>[37]</sup>。此外, *S. oneidensis* MR-1 还能合成 Au-Pd 合金等复合纳米材料<sup>[38]</sup>。初步的研究发现 *S. oneidensis* MR-1 的 Mtr 通路缺失, 能够使其丧失合成二氧化铈纳米颗粒的能力<sup>[19]</sup>; 而敲除希瓦氏菌胞外多糖(EPS)中起导电作用的细胞色素的相关基因, 也能显著影响所合成纳米颗粒的分散性和产率<sup>[39]</sup>。

## 2 希瓦氏菌对二甲基亚砜(DMSO)的还原

DMSO 是一种含硫的优良有机溶剂, 广泛应用于化工行业。但是 DMSO 存在较强的毒性作用, 能够与蛋白质疏水集团发生作用, 导致蛋白质变性, 并且具有血管毒性和肝肾毒性。因此对释放到环境中的 DMSO 进行降解处理, 具有很重要的

现实意义。研究表明希瓦氏菌能够在无氧条件下, 利用 DMSO 作为电子受体进行厌氧呼吸, 并将 DMSO 还原降解为二甲基硫(DMS)。

和其他细菌在细胞质内还原 DMSO 不同, 希瓦氏菌对 DMSO 的还原是一个胞外代谢过程<sup>[40]</sup>。DMSO 的还原并不依赖于 Mtr 途径, 而是形成一个独立的电子跨膜传递通路(图 2)。无氧条件下, 来源于甲基萘醌类池内的电子流向 CymA, 然后传递到作为 MtrA 同系物的周质细胞色素蛋白 DmsE, 接着在完整外膜蛋白 DmsF 的促进作用下, 继而通过 DmsAB 将电子直接传递给胞外 DMSO。近年来发现, 周质细胞色素 CctA 在 DMSO 还原中起着重要的作用。CctA 能够直接将 CymA 流来的电子直接传递给外膜 DmsAB, 然后由 DMSO 获得电子而被还原<sup>[11]</sup>。

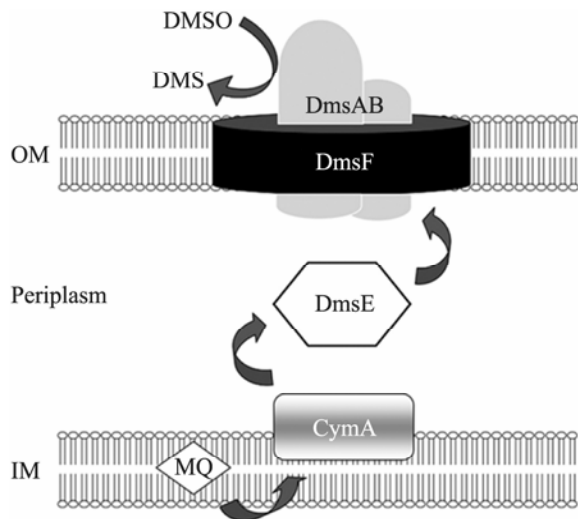


图2 *S. oneidensis* MR-1 代谢 DMSO 所参与的电子传递途径<sup>[40]</sup>

Fig. 2 The electron transfer pathway participated in the reduction of DMSO in *S. oneidensis* MR-1<sup>[40]</sup>

### 3 希瓦氏菌对硝酸盐和亚硝酸盐的还原<sup>[41]</sup>

近十几年来, 我国地下水硝酸盐与亚硝酸盐的污染呈快速增长趋势。硝态氮在人体内经过消

化系统后被转化成亚硝态氮, 后者可与血红蛋白结合形成高铁血红蛋白, 使血液失去输氧能力, 导致患者呼吸困难甚至死亡。而亚硝酸盐在人体内能合成强致癌物质亚硝胺, 它可以诱发消化系统疾病。因此, 加强对水体中硝态氮的排放控制和污染处理刻不容缓。

*S. oneidensis* MR-1 能够利用分布于周质空间的 Nap 系统和 Nrf 系统(图 3), 通过两步还原过程先将硝酸盐( $\text{NO}_3^-$ )还原成亚硝酸盐( $\text{NO}_2^-$ ), 然后再将亚硝酸盐氨化成铵盐。在 Nap 系统中, 细胞色素 NapB 能够从 CymA 上接受电子, 并传递给硝酸盐还原酶 NapA, NapA 将  $\text{NO}_3^-$  催化还原成  $\text{NO}_2^-$ 。而生成的  $\text{NO}_2^-$  又可被亚硝酸盐还原酶 NrfA 最终还原成  $\text{NH}_4^+$ 。在无氧环境下, 当环境中同时存在硝酸盐和亚硝酸盐时, 这两个系统会同时进行电子运输。然而当硝酸盐被完全还原成亚硝酸盐后, Nap 系统会停止电子的传递。而 Nrf 系统继续将电子从 CymA 传递到 NrfA, 从而延续整个氨化过程, 最终将生长环境中的硝态氮充分降解。

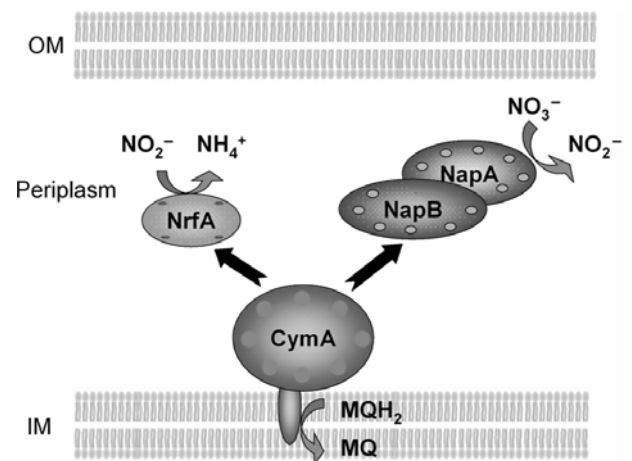


图3 *S. oneidensis* MR-1 中  $\text{NO}_3^-$  和  $\text{NO}_2^-$  还原过程的电子传递系统

Fig. 3 The electron transfer pathway participated in the reduction of  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NO}_2^-$  in *S. oneidensis* MR-1

## 4 希瓦氏菌对含硫物质的还原代谢

某些厌氧微生物在厌氧环境条件下能够将硫化物还原成硫化物。微生物对于含硫物质的代谢及转化,在地球硫元素的生物—地理—化学循环中起着十分重要的作用。 $\text{SO}_4^{2-}$ 、 $\text{SO}_3^{2-}$ 、 $\text{S}^0$  和  $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$  是硫元素在地球环境中所存在的主要形式。研究表明希瓦氏菌能够利用除  $\text{SO}_4^{2-}$  外的多种含硫无机物作为其电子受体,如  $\text{SO}_3^{2-}$ 、 $\text{S}^0$ 、 $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$  等。

### 4.1 参与无机硫呼吸的电子传递途径

与上述厌氧呼吸的电子传递途径不同,希瓦氏菌在以  $\text{SO}_3^{2-}$ 、 $\text{S}^0$  和  $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$  为电子受体进行厌氧呼吸时,其电子传递是不依赖于 CymA 的独立传递路径(图 4)。在以  $\text{S}^0$  和  $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$  为电子受体时,希瓦氏菌通过 Psr 系统来传递电子。Psr 系统由分别分布在内膜和周质中的 3 种细胞色素蛋白所组成的,分别是 PsrC、PsrB 和 PsrA。其中细胞色素 PsrC 从 MQ 得到的电子,并通过 PsrB 传递给终端还原酶 PsrA,从而将  $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$  还原成  $\text{SO}_3^{2-}$  [42]。而生成的  $\text{SO}_3^{2-}$  又通过 Sir 系统进行进一步的还原。Sir 系统主要由 SirA、SirC、SirD 3 种细胞色素 c 蛋白所构成。其中 SirA 在  $\text{SO}_3^{2-}$  代谢中起着终端还原酶的作用。SirC 包含着 2 个 CxxCxxCxxxC 模体,具有铁还原蛋白的功能。它与 SirD 共同参与甲基萘醌类池的氧化过程,将从 MQ 中得到的电子通过 SirA 直接传递给周质中的  $\text{SO}_3^{2-}$ ,将其还原产生  $\text{H}_2\text{S}$ 。

### 4.2 希瓦氏菌硫代谢途径在重金属废水处理中的潜在应用

随着我国工业的迅猛发展,重金属废水大量排放,使得重金属污染日益严重。这些工业废水中常含有高浓度的 Cu、Ni、Pb、Cd、Sn、Zn 等重金属离子,不经治理直接排放会严重危害粮食安全、生态稳定、人体健康。如何有效处理重金

属废水并将其回收利用已成为人们共同关注的问题。利用希瓦氏菌硫代谢途径所产生的  $\text{H}_2\text{S}$ ,能够中和这些重金属离子,并形成纳米材料,进行资源化回收。报道证明,MR-1 能够通过对金属氧化物和硫代硫酸盐的相伴代谢,形成具有良好粒径的纳米颗粒或者纳米管[44-45]。我们的试验也证实,*S. oneidensis* MR-1 能够利用硫代硫酸盐,中和废水中的重金属离子,形成 FeS(图 5)、NiS、CuS、PbS 等一系列的硫化物纳米材料。

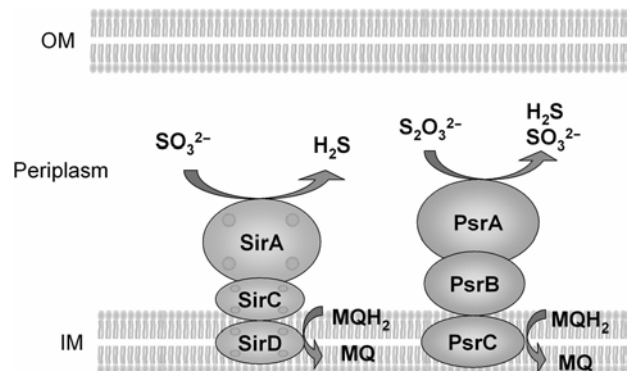


图 4 *S. oneidensis* MR-1 中参与  $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$  和  $\text{SO}_3^{2-}$  还原的电子传递途径<sup>[43]</sup>

Fig. 4 The electron transfer pathway participated in the reduction of  $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$  and  $\text{SO}_3^{2-}$  in *S. oneidensis* MR-1<sup>[43]</sup>

## 5 研究展望

以前对于微生物修复污染物的研究主要集中在某些微生物对于特定污染物的专一性修复。但是对于像希瓦氏菌的广谱型修复微生物研究较少。通过对 *S. oneidensis* MR-1 内电子传递过程的研究,能够进一步阐明其对污染物修复的机理,从而为将来通过基因工程方法来增强其对环境污染的修复能力提供理论依据。

目前研究发现, *S. oneidensis* MR-1 基因组中包含 42 种可能参与电子传递的细胞色素 c 基因。迄今为止仅有其中一部分基因的特征和功能被鉴定出来。除此之外, *S. oneidensis* MR-1 中还有

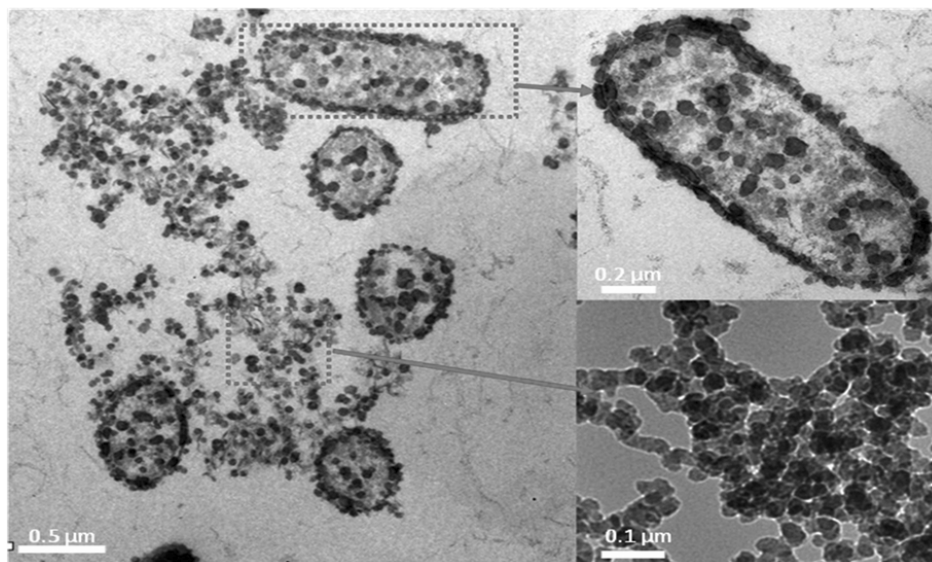


图5 *S. oneidensis* MR-1 合成 FeS 纳米颗粒  
Fig. 5 Biosynthesis of FeS nanoparticles by *S. oneidensis* MR-1

众多调节基因、分泌通道基因以及与IV型菌毛蛋白合成有关的基因等,都可能参与着 *S. oneidensis* MR-1 细胞对外界物质的电子传递和代谢。例如, Thompson 等提出 *fur* (Ferric uptake regulator) 基因的表达产物能够调控某些电子传递途径相关基因的表达<sup>[46]</sup>; Wan 等发现 *omcA* 能够被 *fur* 表达产物直接激活<sup>[47]</sup>; Saffarini 等发现编码环状 AMP 受体蛋白的 *crp* 基因,在 *S. oneidensis* MR-1 对 Fe(III)和 Mn(IV)等的厌氧代谢中起着全局调控作用<sup>[48]</sup>。此外, *gsp* 基因簇作为 MR-1 II 型分泌系统的关键基因,能够影响细胞外膜细胞色素蛋白的分泌<sup>[49]</sup>。因此,进一步加深 *S. oneidensis* MR-1 体内电子传递网络的研究,可以更加深入了解希瓦氏菌对于各种环境污染物的生物降解机理,从而为未来对该类微生物的利用和开发提供更为充分的理论基础。

## 参 考 文 献

- [1] Myers CR, Nealson KH. Bacterial manganese reduction and growth with manganese oxide as the sole electron acceptor[J]. *Science*, 1988, 240(4857): 1319–1321.
- [2] Fredrickson JK, Romine MF, Beliaev AS, et al. Towards environmental systems biology of *Shewanella*[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, 6(8): 592–603.
- [3] Bretschger O, Obraztsova A, Sturm CA, et al. Current production and metal oxide reduction by *Shewanella oneidensis* MR-1 wild type and mutants[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(21): 7003–7012.
- [4] Shi L, Squier TC, Zachara JM, et al. Respiration of metal (hydr)oxides by *Shewanella* and *Geobacter*: a key role for multiheme *c*-type cytochromes[J]. *Molecular Microbiology*, 2007, 65(1): 12–20.
- [5] Coursolle D, Baron DB, Bond DR, et al. The Mtr respiratory pathway is essential for reducing flavins and electrodes in *Shewanella oneidensis*[J]. *Journal of Bacteriology*, 2010, 192(2): 467–474.
- [6] Schwalb C, Chapman SK, Reid GA. The tetraheme cytochrome CymA is required for anaerobic respiration with dimethyl sulfoxide and nitrite in *Shewanella oneidensis*[J]. *Biochemistry*, 2003, 42(31): 9491–9497.
- [7] Pitts KE, Dobbin PS, Reyes-Ramirez F, et al. Characterization of the *Shewanella oneidensis* MR-1 decaheme cytochrome MtrA: expression in

- escherichia coli* confers the ability to reduce soluble Fe(III) chelates[J]. Journal of Biological Chemistry, 2003, 278(30): 27758–27765.
- [8] Myers CR, Myers JM. MtrB is required for proper incorporation of the cytochromes OmcA and OmcB into the outer membrane of *Shewanella putrefaciens* MR-1[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2002, 68(11): 5585–5594.
- [9] Clarke TA, Edwards MJ, Gates AJ, et al. Structure of a bacterial cell surface decaheme electron conduit[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(23): 9384–9389.
- [10] Beliaev AS, Saffarini DA, McLaughlin JL, et al. MtrC, an outer membrane decahaem *c* cytochrome required for metal reduction in *Shewanella putrefaciens* MR-1[J]. Molecular Microbiology, 2001, 39(3): 722–730.
- [11] Myers JM, Antholine WE, Myers CR. Vanadium (V) reduction by *Shewanella oneidensis* MR-1 requires menaquinone and cytochromes from the cytoplasmic and outer membranes[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2004, 70(3): 1405–1412.
- [12] Coursolle D, Gralnick JA. Modularity of the Mtr respiratory pathway of *Shewanella oneidensis* strain MR-1[J]. Molecular Microbiology, 2010, 77(4): 995–1008.
- [13] Von Canstein H, Ogawa J, Shimizu S, et al. Secretion of flavins by *Shewanella* species and their role in extracellular electron transfer[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2008, 74(3): 615–623.
- [14] Marsili E, Baron DB, Shikhare ID, et al. *Shewanella* secretes flavins that mediate extracellular electron transfer[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(10): 3968–3973.
- [15] Chourey K, Thompson MR, Morrell-Falvey J, et al. Global molecular and morphological effects of 24-hour chromium (VI) exposure on *Shewanella oneidensis* MR-1[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2006, 72(9): 6331–6344.
- [16] Hau HH, Gilbert A, Coursolle D, et al. Mechanism and consequences of anaerobic respiration of cobalt by *Shewanella oneidensis* strain MR-1[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2008, 74(22): 6880–6886.
- [17] De Windt W, Boon N, Van den Bulcke J, et al. Biological control of the size and reactivity of catalytic Pd(0) produced by *Shewanella oneidensis*[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2006, 90(4): 377–389.
- [18] Payne AN, DiChristina TJ. A rapid mutant screening technique for detection of technetium [Tc(VII)] reduction-deficient mutants of *Shewanella oneidensis* MR-1[J]. FEMS Microbiology Letters, 2006, 259(2): 282–287.
- [19] Marshall MJ, Beliaev AS, Dohnalkova AC, et al. *c*-Type cytochrome-dependent formation of U(IV) nanoparticles by *Shewanella oneidensis*[J]. PLoS Biology, 2006, 4(8): 1324–1333.
- [20] Suzuki Y, Kitatsuji Y, Ohnuki T, et al. Flavin mononucleotide mediated electron pathway for microbial U(VI) reduction[J]. Physical Chemistry Chemical Physics, 2010, 12(34): 10081–10087.
- [21] Bencheikh-Latmani R, Williams SM, Haucke L, et al. Global transcriptional profiling of *Shewanella oneidensis* MR-1 during Cr(VI) and U(VI) reduction[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 71(11): 7453–7460.
- [22] Liu CX, Zachara JM, Zhong LR, et al. Microbial reduction of intragrain U(VI) in contaminated sediment[J]. Environmental Science and Technology, 2009, 43(13): 4928–4933.
- [23] Icopini GA, Lack JG, Hersman LE, et al. Plutonium(V/VI) reduction by the metal-reducing bacteria *Geobacter metallireducens* GS-15 and *Shewanella oneidensis* MR-1[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2009, 75(11): 3641–3647.
- [24] 许玫英, 郭俊, 岑英华, 等. 染料生物降解研究[J]. 微生物学通报, 2006, 33(1): 138–143.
- [25] Chi WC, Chen CH, Liu SM. Biodegradation of anthraquinone dyes by *Shewanella sp.* NTOU1 under anaerobic conditions[J]. Water Science and Technology, 2009, 60(4): 889–899.
- [26] Chen CH, Chang CF, Ho CH, et al. Biodegradation



- of crystal violet by a *Shewanella* sp. NTOU1[J]. *Chemosphere*, 2008, 72(11): 1712–1720.
- [27] Chen CH, Chang CF, Liu SM. Partial degradation mechanisms of malachite green and methyl violet B by *Shewanella decolorationis* NTOU1 under anaerobic conditions[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2010, 177(1/3): 281–289.
- [28] Pearce CI, Christie R, Boothman C, et al. Reactive azo dye reduction by *Shewanella* strain j18 143[J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 2006, 95(4): 692–703.
- [29] Li T, Guthrie JT. Colour removal from aqueous solutions of metal-complex azo dyes using bacterial cells of *Shewanella* strain J18 143[J]. *Bioresource Technology*, 2010, 101(12): 4291–4295.
- [30] Xu MY, Guo J, Zeng GQ, et al. Decolorization of anthraquinone dye by *Shewanella decolorationis* S12[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2006, 71(2): 246–251.
- [31] Xu MY, Guo J, Kong XY, et al. Fe(III)-enhanced azo reduction by *Shewanella decolorationis* S12[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2007, 74(6): 1342–1349.
- [32] Chen X, Sun G, Xu M. Role of iron in azoreduction by resting cells of *Shewanella decolorationis* S12[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2010, 110(2): 580–586.
- [33] Cai PJ, Xiao X, He YR, et al. Anaerobic biodecolorization mechanism of methyl orange by *Shewanella oneidensis* MR-1[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2012, 93(4): 1769–1776.
- [34] Xiao X, Xu CC, Wu YM, et al. Biodecolorization of naphthol green B dye by *Shewanella oneidensis* MR-1 under anaerobic conditions[J]. *Bioresource Technology*, 2012, 110: 86–90.
- [35] Okamoto A, Hashimoto K, Nakamura R. Long-range electron conduction of *Shewanella* biofilms mediated by outer membrane *c*-type cytochromes[J]. *Bioelectrochemistry*, 2012, 85: 61–65.
- [36] De Windt W, Aelterman P, Verstraete W. Bioreductive deposition of palladium (0) nanoparticles on *Shewanella oneidensis* with catalytic activity towards reductive dechlorination of polychlorinated biphenyls[J]. *Environmental Microbiology*, 2005, 7(3): 314–325.
- [37] Suresh AK, Pelletier DA, Wang W, et al. Silver nanocrystallites: biofabrication using *Shewanella oneidensis*, and an evaluation of their comparative toxicity on Gram-negative and Gram-positive bacteria[J]. *Environmental Science and Technology*, 2010, 44(13): 5210–5215.
- [38] De Corte S, Hennebel T, Fitts JP, et al. Biosupported bimetallic Pd-Au nanocatalysts for dechlorination of environmental contaminants[J]. *Environmental Science and Technology*, 2011, 45(19): 8506–8513.
- [39] Marshall MJ, Plymale AE, Kennedy DW, et al. Hydrogenase- and outer membrane *c*-type cytochrome-facilitated reduction of technetium (VII) by *Shewanella oneidensis* MR-1[J]. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(1): 125–136.
- [40] Galnick J A, Vali H, Lies DP, et al. Extracellular respiration of dimethyl sulfoxide by *Shewanella oneidensis* strain MR-1[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(12): 4669–4674.
- [41] Gao HC, Yang ZK, Barua S, et al. Reduction of nitrate in *Shewanella oneidensis* depends on atypical NAP and NRF systems with NapB as a preferred electron transport protein from CymA to NapA[J]. *The ISME Journal*, 2009, 3(8): 966–976.
- [42] Burns JL, DiChristina TJ. Anaerobic respiration of elemental sulfur and thiosulfate by *Shewanella oneidensis* MR-1 requires *psrA*, a homolog of the *phsA* gene of *Salmonella enterica* Serovar Typhimurium LT2[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(16): 5209–5217.
- [43] Shirodkar S, Reed S, Romine M, et al. The octahaem SirA catalyses dissimilatory sulfite reduction in *Shewanella oneidensis* MR-1[J]. *Environmental Microbiology*, 2011, 13(1): 108–115.
- [44] Lee JH, Kennedy DW, Dohnalkova A, et al. Manganese sulfide formation via concomitant microbial manganese oxide and thiosulfate reduction[J]. *Environmental Microbiology*, 2011,

- 13(12): 3275–3288.
- [45] Jiang SH, Lee JH, Kim MG, et al. Biogenic formation of As-S nanotubes by diverse *Shewanella* strains[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2009, 75(21): 6896–6899.
- [46] Thompson DK, Beliaev AS, Giometti CS, et al. Transcriptional and proteomic analysis of a ferric uptake regulator (*fur*) mutant of *Shewanella oneidensis*: possible involvement of *fur* in energy metabolism, transcriptional regulation, and oxidative stress[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2002, 68(2): 881–892.
- [47] Wan XF, VerBerkmoes NC, McCue LA, et al. Transcriptomic and proteomic characterization of the *Fur* modulon in the metal-reducing bacterium *Shewanella oneidensis*[J]. Journal of Bacteriology, 2004, 186(24): 8385–8400.
- [48] Saffarini DA, Schultz R, Beliaev A. Involvement of cyclic AMP (cAMP) and cAMP receptor protein in anaerobic respiration of *Shewanella oneidensis*[J]. Journal of Bacteriology, 2003, 185(12): 3668–3671.
- [49] Shi L, Deng S, Marshall MJ, et al. Direct involvement of type II secretion system in extracellular translocation of *Shewanella oneidensis* outer membrane cytochromes MtrC and OmcA[J]. Journal of Bacteriology, 2008, 190(15): 5512–5516.

## 征 稿 简 则

### 1 刊物简介与栏目设置

《微生物学通报》是由中国科学院微生物研究所和中国微生物学会主办的,以微生物学应用基础研究及技术创新与应用为主的综合性学术期刊。刊登内容包括:工业微生物学、海洋微生物学、环境微生物学、基础微生物学、农业微生物学、食品微生物学、兽医微生物学、药物微生物学、医学微生物学、病毒学、酶工程、发酵工程、代谢工程等领域的最新研究成果,产业化新技术和新进展,以及微生物学教学研究和改革等。设置的栏目有:研究报告、专论与综述、生物实验室、高校教改纵横、名课讲堂、教学与科研成果展示、显微世界、专题专栏、专家论坛、书讯、会议等。

### 2 投稿方式

投稿时请登陆我刊主页 <http://journals.im.ac.cn/wswxtbcn>, 点击作者投稿区,第一次投稿请先注册,获得用户名和密码,然后依照提示提交稿件,详见主页“投稿、征稿须知”。

作者必须在网站投.doc 格式的电子稿,图与文字编好页码、图号后合成一个文件上传。凡不符合(投稿须知)要求的文稿,本部恕不受理。

### 3 写作要求

来稿要求论点明确,数据可靠,简明通顺,重点突出。

#### 3.1 图表

文中的图表须清晰简明,文字叙述应避免与图表重复。所有小图的宽度应小于 8 cm (占半栏),大图的宽度应小于 17 cm (通栏)。

#### 3.2 参考文献及脚注

参考文献按文内引用的先后顺序排序编码,未公开发表的资料请勿引用。我刊的参考文献需要注明著者(文献作者不超过 3 人时全部列出,多于 3 人时列出前 3 人,后加“等”或“et al.”,作者姓前、名后,名字之间用逗号隔开)、文献名、刊名、年卷期及页码。国外期刊名可以缩写,但必须标准,不加缩写点,不用斜体。参考文献数量不限。

参考文献格式举例:

期刊: [1] 刘杰,成子强,史宣玲. SARS 冠状病毒 *nsP14* 基因的克隆和表达[J]. 微生物学通报, 2007, 34(2): 1–3.

[2] Kajiura H, Mori K, Tobimatsu T, et al. Characterization and mechanism of action of a reactivating factor for adenosylcobalamin-dependent glycerol dehydratase[J]. Journal of Biological Chemistry, 2001, 276(39): 36514–36519.

图书: [3] 钱存柔,黄仪秀. 微生物实验教程[M]. 北京: 北京大学出版社, 2000: 4.

[4] 董志扬,张树政,方宣钧,等. 海藻的生物合成及抗逆机理//华路等. 核农学进展[M]. 北京: 中国农业出版社, 1996: 115–120.

脚注(正文首页下方):

基金项目: \_\_\_\_\_ 基金项目(No. \_\_\_\_\_)

\*通讯作者: Tel: \_\_\_\_\_ ; Fax: \_\_\_\_\_ ; E-mail: \_\_\_\_\_

收稿日期: 2012-00-00; 接受日期: 2012-00-00

(下转 p.1693)