



趋磁细菌 *Magnetospirillum magneticum* AMB-1 全细胞和纯化磁小体的磁学比较研究

李金华^{①②③}, 潘永信^{①③*}, 刘青松^{③④}, 秦华峰^④, 邓成龙^④, 车仁超^⑤, 杨新安^⑤

① 中国科学院地质与地球物理研究所地球深部重点实验室, 北京 100029;

② 中国科学院研究生院, 北京 100049;

③ 中法生物矿化与纳米结构联合实验室, 北京 100029;

④ 中国科学院地质与地球物理研究所岩石圈演化国家重点实验室, 北京 100029;

⑤ 中国科学院物理研究所北京凝聚态物理国家实验室, 北京 100080

* 联系人, E-mail: yxpan@mail.iggcas.ac.cn

2009-01-15 收稿, 2009-04-01 接受

国家自然科学基金(批准号: 40821091 和 40325011)和中国科学院“百人计划”资助项目

摘要 趋磁细菌磁小体化石是湖泊海洋沉积物的重要磁性载体和古环境替代性指标。对纯培养趋磁细菌 *Magnetospirillum magneticum* AMB-1 的全细胞样品和纯化磁小体样品的磁学和电子显微镜分析结果表明: AMB-1 合成的磁小体是单畴磁铁矿, 它们在胞内呈片段状的单链排列(由 3~5 条短链组成)。全细胞和纯化磁小体样品之间的磁学性质的显著差异主要由静磁相互作用(与磁小体的空间排列有关)造成。对于全细胞样品, 链内磁小体间的静磁相互作用强, 而链间的静磁相互作用弱, 其 δ 比值为 3.0; 对于纯化磁小体样品, 磁小体链的坍塌聚集导致链间和颗粒间的静磁相互作用都明显增强, 导致样品的矫顽力降低, δ 比值降至 1.5。这些结果对于认识磁小体化石的古地磁学和环境磁学意义以及拓展磁小体在生物材料方面的应用具有参考价值。

关键词

趋磁细菌 AMB-1

纯化磁小体

磁滞回线

一阶反转曲线(FORC)

Verwey 转换

Moskowitz 检验

趋磁细菌(Magnetotactic bacteria, MTB) 是一类能在地磁场中定向游弋的细菌的总称, 它们是能够在细胞内合成有生物膜包被的、单畴(SD)磁铁矿(Fe_3O_4)或胶黄铁矿(Fe_3S_4)颗粒的原核微生物。这些胞内磁性颗粒被称为磁小体(magnetosome), 它们多呈链状排列。磁小体的粒径一般在 30~120 nm, 晶体形态独特, 化学成分纯度高。目前已发现趋磁细菌广泛存在于湖泊和海洋等沉积环境中^[1,2]。鉴于磁小体的独特性, 它们在新型生物纳米材料和医学技术方面已受到关注^[3,4]。趋磁细菌磁小体的磁学性质研究在环境磁学、古地磁学、生物磁学以及纳米材料科学等方面具有重要意义^[5-11]。

岩石磁学测量技术能快速、灵敏地反映样品中磁

性颗粒的成分、粒度、磁畴状态、矫顽力和静磁相互作用等, 已成为研究趋磁细菌和检测沉积物中磁小体化石的重要方法^[5,8]。前人对部分实验室纯培养种^[12-17]和环境分离的野生种^[18,19]进行了较为详细的磁学性质研究。结果表明, 磁小体沿链方向产生很强的静磁相互作用, 使得磁小体链具有显著的磁各向异性^[17,19]。 δ 比值($\delta_{\text{FC}}/\delta_{\text{ZFC}}$)反映了两种不同初始磁化状态(ZFC, 零场冷却; FC, 有场冷却)的样品在升温过程经 Verwey 转换时的差异。呈链状排列的磁小体会产生高的 δ 比值(>2.0), 通常被称为 Moskowitz 检验^[16], 并被用于磁小体化石的有效鉴别标志之一^[7,16,18,19]。磁小体链间和链内的静磁相互作用造成样品的矫顽力(B_c)、剩磁矫顽力(B_{cr})和 M_{rs}/M_s 比值 (M_{rs} ,

饱和剩磁强度; M_s , 饱和磁化强度)的变化 [12,16,17,20]. 换句话说, 磁学参数测量有助于分析磁小体颗粒的静磁相互作用和链组装特征. 另外, 已发现趋磁细菌的磁小体磁铁矿的Verwey转换温度(T_v)在 100~110 K范围内 [16,18,19,21,22], 明显低于化学合成的化学计量磁铁矿(约 120~125 K). Pan等人 [19]认为低 T_v 可能是趋磁细菌磁小体磁铁矿的内禀性特征之一.

实验室纯培养趋磁细菌可以为磁学研究提供大量纯的细胞和磁小体样品. 最近, Li等人 [23]发现 *Magnetospirillum magneticum* AMB-1 在微好氧批式培养条件下磁小体在细胞内多位点合成, 以短链(sub-chain)的方式装配, 最终形成一条片段化的直链. 随培养时间延长, 全细胞样品的 T_v 和 B_c 均升高. 针对磁小体链状排列对样品磁学性质的可能影响, 本文详细比较了经 96 h 纯培养的AMB-1 全细胞及其纯化磁小体之间的磁学性质, 包括常温磁滞回线、一阶反转曲线(FORC)图、低温Verwey转换和Moskowitz检验, 并初步解释了磁小体静磁相互作用对样品磁学性质的影响

1 样品与实验方法

本研究用的趋磁细菌 *Magnetospirillum magneticum* AMB-1 [24] 购自 ATCC 菌种保藏中心 (ATCC 700264). 预培养的AMB-1 菌种接种在 5 L 强化的磁螺菌培养基中(MSGM) [25], 奎宁酸铁总添加量为 $60 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, 在 26 °C 静置培养 96 h. 经 4 离心收集全细胞. 将一半细胞重新悬浮于蒸馏水中, 在冰浴中经超声波破碎细胞(功率 30 W, 破碎 5 s, 间歇 5 s, 共 5 min). 用磁铁吸附分离磁小体, 并用蒸馏水重新悬浮、洗涤(共重复 5 次)得到纯化磁小体样品. 将全细胞样品和纯化磁小体样品分别用无磁胶囊分装, 立即进行磁性测量. 为避免可能的氧化作用影响, 磁小体的提取和样品的分装过程均在厌氧手套箱(氧气浓度低于 0.03%)中进行.

磁小体的数目、粒度、排列方式、晶体结构和选择区域电子衍射分析(SAED)在 JEOL JEM2010 透射电子显微镜上进行, 实验加速电压为 200 kV.

常温磁滞回线和FORC测量在MicroMag 2900 型变梯度磁力仪上完成, 该仪器的灵敏度为 $1.0 \times 10^{-11} \text{Am}^2$. 样品的磁滞回线测量区间设置为 $\pm 1.0 \text{T}$. 通过反向场退磁获得剩磁矫顽力 B_{cr} . FORC曲线的测量按照文献 [26,27]描述的方法进行. FORC图用FORCinel version 1.05 软件计算得出, 平滑因子(SF)为 3 [28].

FORC图的横轴反映样品的矫顽力分布(H_c), 纵轴反映颗粒间静磁相互作用场(H_b) [26,27,29].

低温磁性测量在MPMS XP-5 低温磁性测量系统上完成, 该仪器的灵敏度为 $5.0 \times 10^{-10} \text{Am}^2$. 样品先经过零场下从 300 K 降温到 5 K 后, 施加 5 T 的磁场磁化使样品获得饱和等温剩磁(SIRM_{5T-5K}), 撤销磁场后测量从 5 K 到 300 K 升温过程中的剩磁变化(ZFC曲线). 然后在 5 T 磁场下样品从 300 K 降温到 5 K, 在零场中测量从 5 K 升温到 300 K 过程中的剩磁变化(FC曲线). Verwey转换温度(T_v)定义为FC曲线一阶求导最大值所对应的温度. δ 比 = δ_{FC}/δ_{ZFC} , 按照文献 [16]中定义进行计算, 即 $\delta = (M_{80K} - M_{150K})/M_{80K}$, M_{80K} 和 M_{150K} 分别是在 80 K 和 150 K 时测量的剩磁强度 [16].

2 实验结果

2.1 磁小体的空间排列

图 1(a)是AMB-1 完整细胞及其磁小体链排列的透射电子显微镜照片. 在本实验中, 平均每个细胞合成约 14 个磁小体(统计 228 个细胞), 磁小体的平均尺寸为 $(45.6 \pm 12.3) \text{nm}$ (统计 430 个磁小体). 绝大多数(>90%)细菌在其细胞内合成沿菌体长轴方向排列的 3~5 条短链. 每条短链约含有 3~6 个紧密排列的磁小体. 这与我们早期的观测结果一致 [23].

图 1(b)是纯化磁小体的透射电子显微镜照片. 纯化磁小体的空间排列明显改变, 磁小体聚集形成多种空间排列方式. 例如, 完全坍塌的磁小体链无规则紧密堆积; 残存的磁小体链松散排列, 部分磁小体链弯曲形成环状结构. 但是, 高倍透射电子显微镜观察显示纯化的磁小体仍被完整的磁小体膜包裹.

磁小体的 SAED 分析和晶格结构分析表明, AMB-1 合成的磁小体为磁铁矿, 具有立方-八面体晶形(图 1(c)和 1(d)).

2.2 磁滞参数

图 2(a)和(b)分别为 AMB-1 全细胞和纯化磁小体在室温下测量的磁滞回线. 磁滞回线在 50 mT 左右闭合, 并且都显示了低场(<200 mT)饱和的粗腰形状特征. 然而, 二者的磁滞参数差异明显. 全细胞样品具有典型的 Stoner-Wohlfarth 型磁滞回线. 全细胞样品的 B_c , B_{cr} , M_{rs}/M_s 和 B_{cr}/B_c 分别为 18.6 和 23.3 mT, 0.46 和 1.25(图 2(a)). 比较而言, 纯化磁小体样品的 B_c , B_{cr} , M_{rs}/M_s 显著降低, 而 B_{cr}/B_c 升高, 其值分别为 12.2 和 18.2 mT, 0.33 和 1.5(图 2(b)).

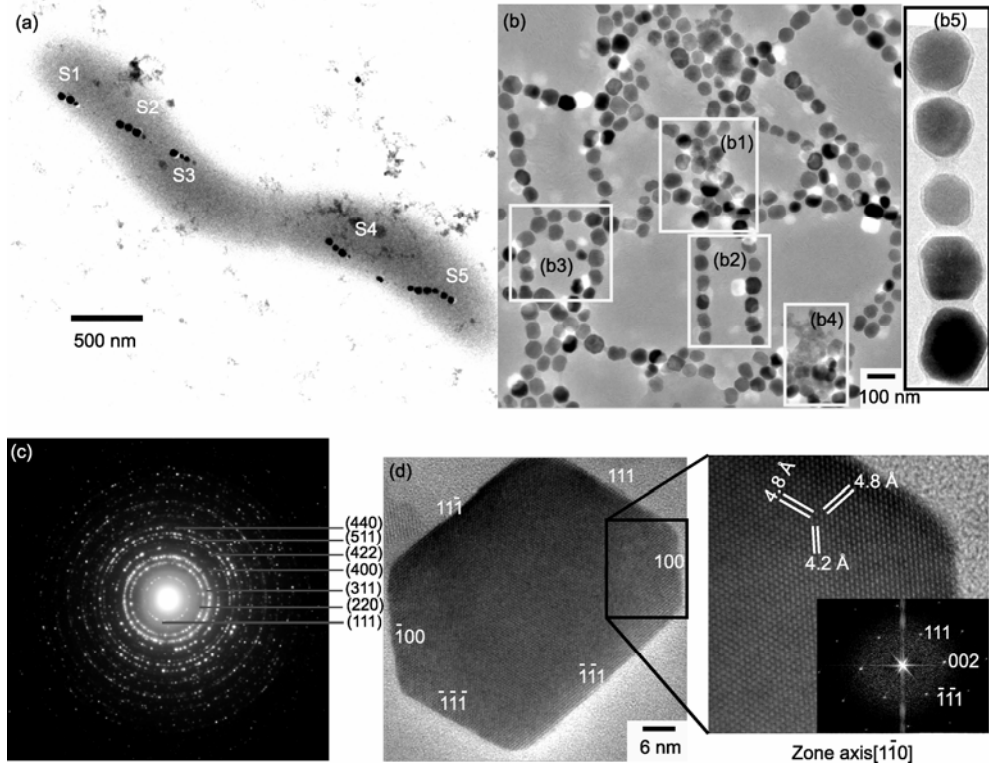


图 1 典型透射电子显微镜照片

(a) AMB-1 完整细胞及其片段化磁小体链, S_n ($n = 1, 2, \dots$) 指示磁小体短链; (b) 纯化磁小体, 框图 b1, b2, b3 和 b4 分别代表磁小体的无规则紧密堆积、残余的磁小体链松散排列、磁小体链弯曲成环状结构和与少量残留细胞碎片相连的磁小体; b5 显示纯化磁小体仍被完整的磁小体膜包裹; (c) 多个磁小体的选择区域电子衍射花样 (SAED, 相机常数为 80 cm), 衍射花样和特征晶面间距分析表明, 磁小体为磁铁矿; (d) 典型单个磁小体磁铁矿晶体沿 $[11\bar{0}]$ 轴方向的晶格像, 插图为局部放大的照片及其傅里叶变换衍射花样, 4.8 和 4.2 Å 分别对应磁铁矿 $\{111\}$ 和 $\{002\}$ 晶面间距

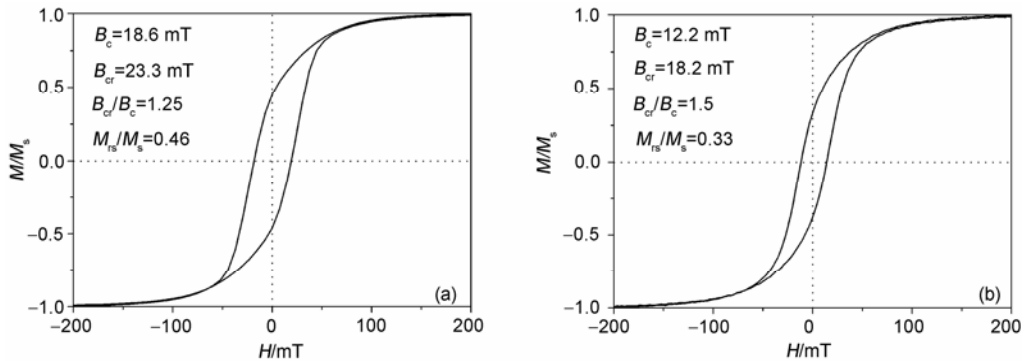


图 2 AMB-1 全细胞(a)和纯化磁小体(b)室温磁滞回线

图中所示的曲线是经过顺磁校正和最大值归一化

2.3 FORC 图

图 3 是 AMB-1 全细胞和纯化磁小体在室温下的 FORC 图, 闭合的等值线分布很好地显示出磁小体具有单畴特征 [27-29]。这里估算的峰值矫顽力值分别为 29.8 和 21.2 mT, 略高于根据反向退磁测量所得的剩磁矫顽力值, 这是 FORC 图解上矫顽力分布相对于其

峰值矫顽力呈非对称特征造成的。

全细胞样品的 FORC 图沿垂向分布非常狭窄 (< 5 mT) (图 3(a), (b)), 反映了弱的短链间和细胞间的静磁相互作用。相反, 纯化磁小体样品的 FORC 图在低矫顽力区沿纵轴具有明显的宽展布, 其伸展范围接近 20 mT (图 3(c), (d)), 显示了颗粒间静磁相互作用增

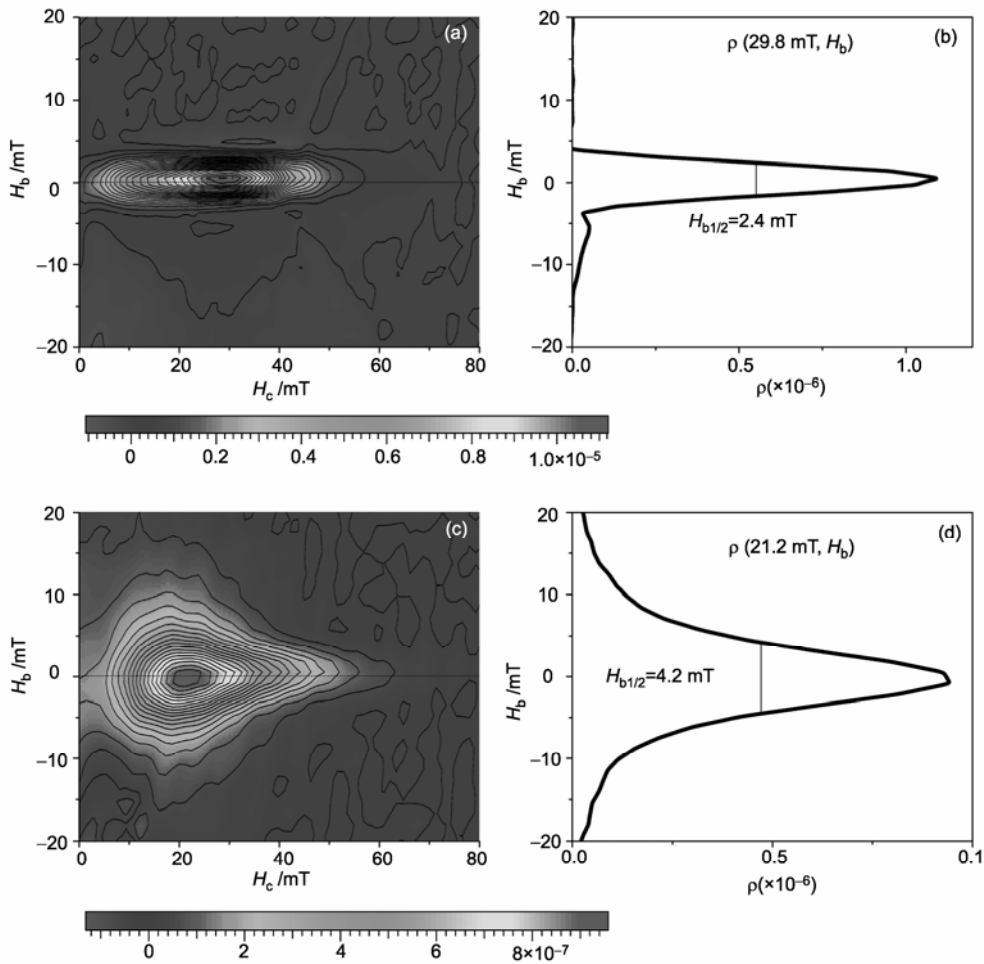


图3 AMB-1全细胞((a),(b))和纯化磁小体((c),(d))的一阶反转曲线(FORC)图

(b),(d)为峰值矫顽力处的静磁相互作用场分布图,静磁相互作用场的半宽值($H_{b1/2}$)为峰值矫顽力处的静磁相互作用场最大值减小到一半时对应的磁场值

强;在高矫顽力区变窄,达到5 mT以内,这可能由于坍塌磁小体链的无规则紧密堆积和残存磁小体链的相对松散聚集造成.紧密堆积磁小体排列会产生相对强的负静磁相互作用,同时也造成矫顽力的降低;残存磁小体链状结构则具有高的形状各向异性能和较单个颗粒具有更大的矫顽力,链内的静磁相互作用会进一步减弱链间的静磁相互作用强度.全细胞和纯化磁小体样品的静磁相互作用场的半宽值($H_{b1/2}$)分别为2.4和4.2 mT(图3).

2.4 Verwey转换和 Moskowitz 检验

图4(a)和(b)分别为AMB-1全细胞和纯化磁小体在低温下(5~300 K)的退磁曲线.两个样品的剩磁在90~110 K之间都出现了明显的降低,为磁小体磁铁矿在低温下的Verwey转换[16,18,19,22].但是二者的 T_v

都为106 K,显著低于已知化学合成纯磁铁矿的约120~125 K.本实验观测到的AMB-1磁小体低 T_v 值与前人的研究结果相一致,推测是由于磁小体离子空位或者晶格缺陷等造成的.另外,我们注意到纯化磁小体与全细胞具有相同的 T_v 值,表明 T_v 值可能与磁小体的排列无关,同时也表明在严格控制条件下的磁小体纯化没有受氧化作用的影响.如果在纯化过程中发生氧化作用,将能观测到 T_v 值的进一步降低[30].

全细胞和纯化磁小体样品通过Verwey转换后,其剩磁的下降幅度具有差异.后者的 δ_{FC} 和 δ_{ZFC} 值高于前者(表1).计算得出的全细胞的 δ_{FC}/δ_{ZFC} 值为3.0(>2.0),表明Moskowitz检验对短磁小体链有效.纯化磁小体样品的 δ_{FC}/δ_{ZFC} 值则降低为1.5,表明磁小体链坍塌会显著降低 δ_{FC}/δ_{ZFC} 值,而导致Moskowitz

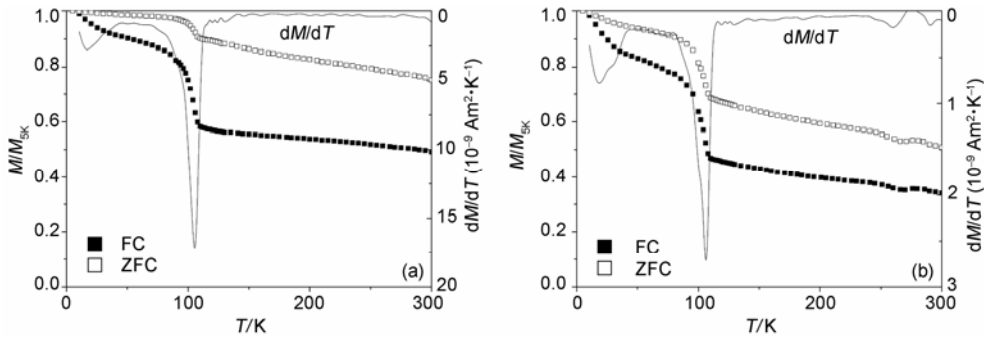


图4 AMB-1全细胞(a)和纯化磁小体(b)的低温退磁曲线

图中细线为FC数据的一阶求导曲线

表1 AMB-1全细胞和纯化磁小体的低温磁性参数的对比

	全细胞	纯化磁小体
T_c/K	106	106
LTD_FC(5~30 K)% ^{a)}	7.0	12.9
LTD_FC(120~300 K)% ^{a)}	13.8	25.3
δ_{FC}	0.35	0.45
δ_{ZFC}	0.12	0.30
δ_{FC}/δ_{ZFC}	3.0	1.5

a) LTD_FC(X~YK)% = $(M_X - M_Y)/M_X \times 100$

检验失败。但我们注意到，该比值要高于纯化学合成样品的比值 [16]。此外，纯化磁小体样品的剩磁衰减在低于 30 K 时和高于 120 K 时明显比全细胞样品更快(表 1 和图 4)，与超顺磁(SP)颗粒的贡献增大有关。

3 讨论

由于磁小体链内磁小体颗粒间有强的静磁相互作用，使得磁小体链可以近似于一个单轴形状各向异性的SD颗粒 [31-34]。同时，强静磁相互作用有助于约束磁小体链末端小颗粒的磁化方向，使整个链处于一个稳定的SD状态，这已得到全息电子成像分析的证实 [33]。此外，细胞质的隔离作用也减弱了细胞(磁小体链)之间的静磁相互作用。因此，趋磁细菌全细胞样品可以近似等效为一个弱相互作用的、单轴各向异性SD颗粒 [17,19]。趋磁细菌AMB-1在微好氧批式培养条件下，最终形成一条由多个短链组成的片段化的直链。在磁小体合成过程中，短链内相邻磁小体之间的中心距几乎不变 [23]。本实验也观察到AMB-1合成片段化磁小体链，全细胞样品具有典型的Stoner-Wohlfarth型磁滞回线，其 M_{rs}/M_s 接近 0.5，这个结果进一步支持每条短链作为一个具有单轴各向异性的SD颗粒的推断。受短链内正静磁相互作用能的约束，链末端的一些SP颗粒也处于稳定的SD状态。而对于纯化的磁小体样品，磁小体链的坍塌聚集，促使颗粒间和链间的静磁相互作用增加，部分

SP磁小体失去约束，导致SP颗粒贡献的增加。由于磁颗粒相互作用的增强导致纯化磁小体样品的低温和常温磁学性质显著变化，如 B_{cr} 、 B_c 、 M_{rs}/M_s 和 δ_{FC}/δ_{ZFC} 降低， B_{cr}/B_c 、 δ_{FC} 和 δ_{ZFC} 增加。这得到了FORC分析的支持。FORC图特征显示，纯化磁小体样品的 $H_{b1/2}$ 值(4.2 mT)显著高于全细胞的 $H_{b1/2}$ 值(2.4 mT)，但是低于化学合成的SD磁铁矿颗粒(无有机膜包被)的 $H_{b1/2}$ 值(8.2 mT) [9]，这说明磁小体膜的存在大大降低了磁小体颗粒的静磁相互作用，这种弱静磁相互作用十分有利于磁小体在溶液中均匀分散。这对于纯化磁小体在生物医学材料方面的应用具有非常重要的意义。

有效识别沉积物或岩石中化石磁小体是利用趋磁细菌记录恢复古环境和认识沉积剩磁的基础。自然环境中的趋磁细菌细胞死亡后，随碎屑颗粒一起堆积下来，之后细胞质裂解并受沉积物埋藏压实作用，部分原有磁小体链可能遭受不同程度的坍塌。加上碎屑磁性矿物的混合作用的影响，使得鉴别磁小体化石变得较为复杂。Moskowitz等人 [16]提出， δ 比值 >1.5 可能指示磁小体链的存在。本研究观测到全细胞样品和纯化磁小体样品的 δ 比值分别为 3.0 和 1.5。Pan等人 [7]测量了两个含磁小体化石的湖泊沉积物样品，得到冷冻干燥样品和在空气中干燥样品的 δ_{FC}/δ_{ZFC} 值分别为 1.47 和 1.25，推测氧化作用可能造成 δ 比值的进一步降低。我们推测， δ 比值介于 1.2~2.0 之间，可能指示磁小体链遭受了不同程度的坍塌，或者有碎屑成因磁性矿物混入。岩石磁学方法与电子显微镜观测、磁共振等技术相结合对有效识别化石磁小体是非常重要的。

4 结论

在微好氧培养条件下，AMB-1 合成磁铁矿磁小

体,其结晶程度高,在常温下为稳定单畴.合成的磁小体沿细胞长轴方向线状排列成3~5个短链.

AMB-1全细胞与纯化磁小体的磁学性质存在着明显不同,这主要是由于静磁相互作用差异造成的.前者具有Stoner-Wohlfarth型磁滞回线、窄的FORC图纵向分布和高的 δ 比值.磁小体链坍塌聚集造成磁

小体链间和颗粒间静磁相互作用增强,导致纯化磁小体样品矫顽力和 δ 比值下降,但与无膜包被的化学合成磁铁矿颗粒比较,纯化磁小体仍具有较低的静磁相互作用.

全细胞样品和纯化磁小体样品都显示了低的 T_c 值(106 K),造成该温度降低的原因值得进一步研究.

致谢 孙磊在透射电子显微镜观测实验方面给予了热情帮助;吴文芳帮助分析了磁小体粒度分布;审稿人对初稿提出了宝贵的建设性修改意见,在此一并表示衷心感谢.

参考文献

- 1 Faivre D, Schüler D. Magnetotactic bacteria and magnetosomes. *Chem Rev*, 2008, doi: 10.1021/cr078258w[doi]
- 2 Bazylinski D A, Frankel R B. Magnetosome formation in prokaryotes. *Nat Rev Microbiol*, 2004, 2: 217—230[doi]
- 3 Matsunaga T, Suzuki T, Tanaka M, et al. Molecular analysis of magnetotactic bacteria and development of functional bacterial magnetic particles for nano-biotechnology. *Trends Biotechnol*, 2007, 25: 182—188[doi]
- 4 Lang C, Schüler D, Faivre D. Synthesis of magnetite nanoparticles for bio- and nanotechnology: Genetic engineering and biomimetics of bacterial magnetosomes. *Macromol Biosci*, 2007, 7: 144—151[doi]
- 5 Kopp R E, Kirschvink J L. The identification and biogeochemical interpretation of fossil magnetotactic bacteria. *Earth Sci Rev*, 2008, 86: 42—61[doi]
- 6 Winklhofer M, Petersen N. Paleomagnetism and magnetic bacteria, In: Schüler D, ed. *Magnereception and Magnetosomes in Bacteria*. Berlin: Springer-Verlag, 2006. 255—273
- 7 Pan Y X, Petersen N, Davila A F, et al. The detection of bacterial magnetite in recent sediments of Lake Chiemsee (southern Germany). *Earth Planet Sci Lett*, 2005, 232: 109—123[doi]
- 8 潘永信, 邓成龙, 刘青松, 等. 趋磁细菌磁小体的生物矿化作用和磁学性质研究进展. *科学通报*, 2004, 49: 2505—2510
- 9 Snowball I, Zillen L, Sandgren P. Bacterial magnetite in Swedish varved lake-sediments: A potential bio-marker of environmental change. *Quat Int*, 2002, 88: 13—19[doi]
- 10 Bazylinski D A, Moskowitz B M. Microbial biomineralization of magnetic iron minerals; microbiology, magnetism and environmental significance. *Rev Mineral Geochem*, 1997, 35: 181—223
- 11 Han L, Li S, Yang Y, et al. Comparison of magnetite nanocrystal formed by biomineralization and chemosynthesis. *J Magn Magn Mater*, 2007, 313: 236—242[doi]
- 12 Alphandery E, Ngo A T, Lefevre C, et al. Difference between the magnetic properties of the magnetotactic bacteria and those of the extracted magnetosomes: Influence of the distance between the chains of magnetosomes. *J Phys Chem C*, 2008, 112: 12304—12309[doi]
- 13 Pósfai M, Moskowitz B M, Arató B, et al. Properties of intracellular magnetite crystals produced by *Desulfovibrio magneticus* strain RS-1. *Earth Planet Sci Lett*, 2006, 249: 444—455[doi]
- 14 Kopp R E, Nash C Z, Kobayashi A, et al. Ferromagnetic resonance spectroscopy for assessment of magnetic anisotropy and magnetostatic interactions: A case study of mutant magnetotactic bacteria. *J Geophys Res*, 2006: 111, doi:10.1029/2006JB004529[doi]
- 15 Kobayashi A, Kirschvink J L, Nash C Z, et al. Experimental observation of magnetosome chain collapse in magnetotactic bacteria: Sedimentological, paleomagnetic, and evolutionary implications. *Earth Planet Sci Lett*, 2006, 245: 538—550[doi]
- 16 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]
- 17 Moskowitz B M, Frankel R B, Flanders P J, et al. Magnetic properties of magnetotactic bacteria. *J Magn Magn Mater*, 1988, 73: 273—288[doi]
- 18 Moskowitz B M, Bazylinski D A, Egli R, et al. Magnetic properties of marine magnetotactic bacteria in a seasonally stratified coastal pond (Salt Pond, MA, USA). *Geophys J Int*, 2008, 174: 75—92[doi]

- 19 Pan Y X, Petersen N, Winklhofer M, et al. Rock magnetic properties of uncultured magnetotactic bacteria. *Earth Planet Sci Lett*, 2005, 237: 311—325[[doi](#)]
- 20 Kopp R E, Weiss B P, Maloof A C, et al. Chains, clumps, and strings: Magnetofossil taphonomy with ferromagnetic resonance spectroscopy. *Earth Planet Sci Lett*, 2006, 247: 10—25[[doi](#)]
- 21 Fischer H, Mastrogiacomo G, Löffler J F, et al. Ferromagnetic resonance and magnetic characteristics of intact magnetosome chains in *Magnetospirillum gryphiswaldense*. *Earth Planet Sci Lett*, 2008, 270: 200—208[[doi](#)]
- 22 Prozorov R, Prozorov T, Williams T J, et al. Magnetic irreversibility and Verwey transition in nano-crystalline bacterial magnetite. *Phys Rev B*, 2007, 76, doi: 10.1103/physRevB1176.054406[[doi](#)]
- 23 Li J H, Pan Y X, Chen G J, et al. Magnetite magnetosome and fragmental chain formation of *Magnetospirillum magneticum* AMB-1: Transmission electron microscopy and magnetic observations. *Geophys J Int*, 2009, 177: 33—42[[doi](#)]
- 24 Matsunaga T, Sakaguchi T, Tadokoro F. Magnetite formation by a magnetic bacterium capable of growing aerobically. *Appl Microbiol Biotechnol*, 1991, 35: 651—655
- 25 Yang C D, Takeyama H, Tanaka T, et al. Effects of growth medium composition, iron sources and atmospheric oxygen concentrations on production of luciferase-bacterial magnetic particle complex by a recombinant *Magnetospirillum magneticum* AMB-1. *Enzyme Microb Technol*, 2001, 29: 13—19[[doi](#)]
- 26 秦华峰, 刘青松, 潘永信. 一阶反转曲线(FORC)图的原理及应用实例. *地球物理学报*, 2008, 51: 743—751
- 27 Roberts A P, Pike C R, Verosub K L. First-order reversal curve diagrams: a new tool for characterizing the magnetic properties of natural samples. *J Geophys Res*, 2000, 105: 28461—28476[[doi](#)]
- 28 Harrison R J, Feinberg J M. FORCinel: An improved algorithm for calculating first-order reversal curve distributions using locally weighted regression smoothing. *Geochem Geophys Geosyst*, 2008, 9: doi:10.1029/2008GC001987[[doi](#)]
- 29 Pike C R, Roberts A P, Verosub K L. Characterizing interactions in fine magnetic particle systems using first order reversal curves. *J Appl Phys*, 1999, 85: 6660—6667[[doi](#)]
- 30 Özdemir Ö, Dunlop D J, Moskowitz B M. The effect of oxidation on the Verwey transition in magnetite. *Geophys Res Lett*, 1993, 20: 1671—1674[[doi](#)]
- 31 Pósfai M, Kasama T, Dunin-Borkowski R E. Characterization of bacterial magnetic nanostructures using high-resolution transmission electron microscopy and off-axis electron holography, In: Schüler D, ed. *Magnetoreception and Magnetosomes in Bacteria*. Berlin: Springer-Verlag, 2006. 197—225
- 32 Hanzlik M, Winklhofer M, Petersen N. Pulsed-field-remanence measurements on individual magnetotactic bacteria. *J Magn Magn Mater*, 2002, 248: 258—267[[doi](#)]
- 33 Dunin-Borkowski R E, McCartney M R, Frankel R B, et al. Magnetic microstructure of magnetotactic bacteria by electron holography. *Science*, 1998, 282: 1868—1870[[doi](#)]
- 34 Penninga I, Dewaard H, Moskowitz B M, et al. Remanence measurements on individual magnetotactic bacteria using a pulsed magnetic-field. *J Magn Magn Mater*, 1995, 149: 279—286[[doi](#)]