

趋磁细菌的磁小体结构相关蛋白研究进展^{*}

潘卫东 吕 静 陈传芳 宋 涛^{**}

中国科学院电工研究所 电磁生物工程研究组, 北京 100080

摘要 趋磁细菌的磁小体由双层脂分子包被, 膜上含有很多特异性的可溶和跨膜蛋白, 在磁小体基质和颗粒间连接中还存在着其他结构相关蛋白. 趋磁细菌通过对磁小体膜或结构相关蛋白的遗传调控, 实现从铁的吸收、氧化和还原—铁氧化体的沉积和结晶—磁小体链的装配和维护等一系列环节, 取得了原核细胞中的最高结构水平之一——膜状细胞器结构. 趋磁细菌借助磁小体结构对外界磁场(包括地磁场)信号作出响应亦提供了一个磁感受生物物理机制和地磁生物效应的简单模型.

关键词 趋磁细菌 磁小体 结构相关蛋白

趋磁细菌是一类具有趋磁性行为的细菌, 体内含有由膜包被的纳米磁性颗粒——磁小体(magnetosome)^[1, 2]. 磁小体多数具有磁铁矿(Fe_3O_4)性质, 少数具有硫铁矿(Fe_3S_4)性质, 通常多个磁小体在菌内排列成链^[3-6]. 磁性颗粒被认为是一个生物磁罗盘, 在地磁场中使趋磁细菌取向, 由此简化它们搜寻适合的微好氧环境以利于生长^[7-10].

磁小体中的每一磁铁矿晶体由双层脂分子包被, 膜上含有很多特异性的可溶和跨膜蛋白, 在铁的吸收、氧化和还原, 以及调节磁铁矿结晶等诸多方面发挥作用^[5, 11-15]. 据估计, 磁小体的膜结合蛋白含量约占整个细胞蛋白总量的 0.1%^[16]. 从结合方式来看, 有些蛋白和磁小体紧密结合并镶嵌在膜上, 而另一些则和磁小体松散结合^[15]. 就结构组成而言, 大部分的磁小体膜蛋白属于几个蛋白家族, 包括 TPR 蛋白、CDF 蛋白、HtrA 类丝氨酸蛋白酶和趋磁细菌特异蛋白家族, 个别蛋白甚至包含共价结合的 c 型血红素. 不过, 在其他生物矿化系统中普遍存在的糖蛋白在磁小体中却未被发现^[14, 15, 17-19].

一般认为, 膜状的细胞器结构是真核细胞所特有的, 在细菌和古生物中缺乏^[20]. 然而, 趋磁细菌的磁小体结构因具有真核生物膜状细胞器的明显特点, 已成为研究原核生物细胞器生物学的理想模式系统^[21]. 在磁小体的复杂结构中, 磁小体结构相关蛋白的作用不容忽视. 首先, 趋磁细菌通过相关蛋白精确控制磁铁矿的生物矿化过程, 以使其结晶在单畴大小范围内. 其次, 生长的颗粒通过相关蛋白相互作用正确装配成线形链结构. 最后, 在磁小体形成后维持链的结构方面相关蛋白也发挥了重要作用^[6, 18, 19]. 除此之外, 从磁感受生物物理机制和地磁生物效应的研究来看, 趋磁细菌在地磁场中的取向是完全基于磁小体结构, 因为不产磁小体的细菌或非磁性突变株对外界磁场作用不反应. 由此可见, 对磁小体结构(膜)相关蛋白的不断研究和深入探索, 不仅能诠释生物矿化过程中大分子的靶向定位和相互作用机制, 阐明磁小体和真核生物胞内细胞器之间的进化关系, 亦有助于理解原核生物-真核生物磁感受器官的结构演化和功能变换. 令人欣慰的是, 随着近年来研究的深入和发展, 对磁小体

2006-09-01 收稿, 2007-01-09 收修改稿

^{*} 国家自然科学基金(批准号: 30670508)和人类前沿科学计划(HFSP)项目—“Biogenesis, function and application of bacterial magnetic organelle”(RGP0035/2004-C104)资助

^{**} 通信作者, E-mail: songtao@mail.iee.ac.cn

结构相关蛋白的组成成分和功能的认识正逐步得以加强。本文对近期有关趋磁细菌的磁小体结构相关蛋白研究进展作一小结, 结合我们实验室正在开展的合作研究项目, 就其中部分重要结果进行简单的讨论。

1 磁小体的膜结合蛋白

在磁螺菌 *M. gryphiswaldense* MSR-1 的磁小体膜上至少发现 18 种蛋白, 除了 MM22 和 Mms16 外, 其余的蛋白都由推测的磁小体合成基因岛中的 *mamAB*、*mamCD* 和 *mms6* 基因簇 ORFs 编码, 包括 MamA, MamB, MamC, MamD, MamE, MamF, MamG, MamJ, MamM, MamN, MamO, MamQ, MamR, MamS, MamT 和 Mms6。其中 8 种膜蛋白和已知家族有同源性, 有些以多重同源物形式存在于磁小体膜上; 其他 10 种膜蛋白为特异蛋白, 只在趋磁细菌中存在, 分别是 MamC, MamD, MamF, MamG, MamJ, MamQ, MamR, MamS, MamT 和 Mms6^[15]。另一方面, 在磁螺菌 *M. magneticum* AMB-1 的磁小体膜上也发现了 48 种蛋白, 其中 8 种蛋白为磁小体膜所特有, 分别是 Mms24, 与磁小体紧密结合的 Mms5, Mms6, Mms7, Mms13, 以及 MpsA, Mms67 和 Mms16^[18]。由于磁小体的膜结合蛋白较多, 本文仅对磁小体合成和装配过程中的部分重要蛋白作一阐述。

1.1 Mms16

Mms16(16ku, 具 GTP 酶活性)是 *M. magneticum* AMB-1 中表达量最丰富的磁小体相关蛋白, 和真核生物中控制萌发囊泡发育和运输的小 GTP 酶性质相似, 推测其参与了磁小体膜囊泡的形成^[2]。该蛋白还和一些细菌的 PHB 颗粒相关蛋白有微弱的序列相似性。Mms16 在分离的磁小体中存在。然而, Mms16 和深红螺菌 (*Rhodospirillum rubrum*) 中的多聚羟丁酸解聚激活蛋白 Apd 相似程度很高, 在体外 Mms16 能代替 Apd 的功能。由此, 在磁螺菌中 Mms16 的功能可能与磁小体合成无关, 在体内其和磁小体膜的相关性有待进一步确定^[17]。

1.2 Mms6

Mms6 的分子质量为 6ku, 由包含一个信号肽分子的前体转化而来。成熟的 Mms6 分子在 N 端含

有一个推测为跨膜区的疏水域和在 C 端含有一个高度酸性的结构域, 在分子中部和 C 端之间还包含酸性氨基酸如赖氨酸、酪氨酸和精氨酸。这些结构特征亦存在于其他与磁小体紧密结合的蛋白 Mms5, Mms7 和 Mms13 中。重组 Mms6 在 *E. coli* 中表达, 具有铁结合能力。在体外, Mms6 能单独促成人造磁结晶的形成。由此可见, Mms6 分子对磁小体囊泡内铁氧化物的沉积提供了一个成晶位点^[23]。

1.3 MamJ

磁螺菌 *M. gryphiswaldense* MSR-1 中的 MamJ 蛋白由 426 个氨基酸残基组成, 其特征是酸性氨基酸含量高(18.7%)和包含一个重复结构域, 后者经常存在于其他与生物矿化相关的蛋白, 如软体动物壳中^[24]。通过构建 MamJ-缺失突变体 ($\Delta mamJ$) 研究发现, MamJ 蛋白在磁小体链装配中发挥重要作用。其可能的机制是, MamJ 蛋白将空的磁小体囊泡和细胞骨架丝相联系, 随着磁结晶的生长, 成熟的磁小体沿着细胞骨架丝定位于细胞中部。通过磁小体膜之间的相互作用, 磁小体链结构进一步得到稳固^[24]。

目前已知, *mamJ* 和 *mamK* 基因(编码细胞骨架丝结构)在已经研究的趋磁细菌基因簇中为共转录, 但二者具体的表达调控和作用方式, 以及 MamJ 与其他磁小体结构相关蛋白之间的作用机制尚待进一步研究^[24]。

1.4 Mam22 (MamA)

磁螺菌 *M. magnetotacticum* MS-1 中的 Mam22 对应于 *M. magneticum* AMB-1 中的 Mms24(24ku) 和 *M. gryphiswaldense* MSR-1 中的 MamA^[14, 15, 17, 20, 25]。Mam22 蛋白在磁小体中含量丰富, 大部分 Mam22 蛋白存在于磁小体基质中, 与磁小体松散结合, 少部分可能存在于磁颗粒间隙中。Mam22 分子中有 5—6 个 TPR 基元, 后者在很多生物的蛋白中广泛存在, 由 3—16 个 34 个氨基酸残基组成的重复串联而成, 功能为介导蛋白-蛋白相互作用和多蛋白复合体的装配^[26—29]。

Komeli 等认为, Mam22 可能是总的磁小体装配和维护过程中的一部分, 如蛋白分选、磁小体囊泡激活等, 缺乏 Mam22 导致该过程受到影响^[20]。

Taoka 等发现, Mam22 缺失的磁小体仍保持链状结构, 推测 Mam22 并不直接参与磁小体链结构的维护^[29]. 尽管 Mam22 分子可能作为磁小体结构中蛋白-蛋白相互作用的受体与磁小体基质相结合, 或参与磁小体膜中多蛋白复合体的装配, 但与 Mam22 结合的具体磁小体相关蛋白尚待确定.

1.5 其他膜蛋白

MamB 和 MamM 属于金属转运蛋白的阳离子扩散易化蛋白家族成员, 该蛋白家族的主要功能是泵出毒性的二价阳离子如锌、铬、钴等重金属离子^[15]. MamB 和 MamM 与 CDF3 亚家族相似程度较高, 而后者由假想的铁转运蛋白所组成. 初步的研究表明, MamB 和 MamM 可能参与了磁小体的定向铁吸收.

MamE 和 MamO 与 HtrA 类丝氨酸蛋白酶相似^[15]. HtrA 类蛋白含有一个保守的类胰蛋白酶结构域, 以及 1—2 个 PDZ 结构域, 其功能是作为分子伴侣和热休克诱导的蛋白酶, 对周质中错误折叠的蛋白进行降解. MamE 和 MamO 可能在磁小体膜装配过程中, 通过对膜蛋白的处理、成熟和定位, 参与磁小体的形成.

MamC 属于趋磁细菌的特异蛋白家族, 只存在于磁小体膜上, 功能不详^[29]. 作为膜蛋白, MamC 带有两个跨膜螺旋区, 和已知蛋白没有同源性. 其结构特征是存在明显的疏水基元, 富含亮氨酸和甘氨酸重复序列^[15]. 这些基元和蚕丝蛋白、软体动物壳框架蛋白, 以及弹性蛋白和软骨蛋白中的富含亮氨酸和甘氨酸重复序列有惊人的相似性. 上述蛋白均有强烈的自发聚集倾向, 部分蛋白还参与了其他的生物矿化过程.

2 磁小体结构相关蛋白

2.1 细胞骨架蛋白 MamK

MamK 蛋白由磁小体合成基因岛 *mamAB* 基因

簇中的 *mamK* 基因所编码, 是细菌类肌动蛋白 MreB 的同源物, 后者在细菌中能形成丝状结构, 参与细胞形状决定、细胞极性建立和染色体分离等^[21, 30–38]. 通过在 MamK 蛋白 C 末端融合绿色荧光蛋白 (GFP), 探测 MamK 蛋白的亚细胞定位, 发现 MamK-GFP 融合蛋白几乎沿着内曲面呈直线排列, 延伸贯穿细胞大部. 推测 MamK 可能聚合成平行状长丝结构, 围绕磁小体侧向排列成一个网络^[21].

mamK 基因突变体 ($\Delta mamK$) 能形成磁铁矿颗粒和在磁场中取向, 和野生型相比, 没有细胞形状或生长缺陷, 但突变体不能形成长链结构, 只是 2—3 个相邻磁小体堆积, 彼此分隔较远, 分散于整个细胞中; 同时, 突变体中也未见丝状结构^[21]. 利用 *mamK-GFP* 对突变体 ($\Delta mamK$) 细胞进行互补实验表明, 大约 15% 细胞能够重建长而有序的磁小体链, 以及磁小体相关丝状结构的重现. 上述结果表明, 原核生物和真核生物一样, 也能利用类肌动蛋白细胞骨架丝在胞内定位细胞器结构. MamK 蛋白可能借助磁小体合成因子亚细胞靶向, 建立链的特异定位起作用; 或者, 它在磁小体产生后维持链的结构方面发挥功效^[21].

2.2 其他结构相关蛋白

除了 MamJ, MamK 和 MamA 蛋白之外, 其他属于 *mamAB* 基因簇的基因亦有可能编码相应的磁小体结构相关蛋白 (图 1). 以磁螺菌 *M. magneticum* AMB-1 为例, MamR, MamU 和 *amb0979*、*amb0980* 基因的编码蛋白它们的共同特征为结构中不包含跨膜螺旋域, 这就意味着该蛋白可能以可溶形式定位于磁小体膜之外如磁小体基质和颗粒间连接等的外在组分中, 并参与了磁小体整体结构的装配或维护过程. 本文就这些蛋白的分子表征作一概述, 如表 1 所示.

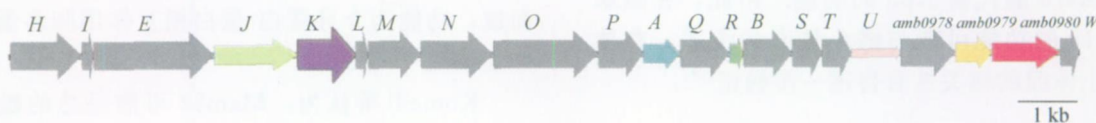


图 1 磁螺菌 *M. magneticum* AMB-1 的 *mamAB* 基因簇物理谱

表 1 *mamAB* 基因簇部分磁小体相关蛋白分子表征(*M. magneticum* AMB 1)

分子表征	基因产物			
	MamR	MamU	AMB0979	AMB0980
分子质量/ku	9.3	31.9	24.2	44.2
等电点/pH	9.16	9.41	5.65	9.65
同源检索	DNA 结合域 excisionase/Xis(<i>Frankia sp</i>)	二酰基甘油激酶催化区(<i>Mesorhizobium sp</i>)	周质丝氨酸蛋白酶(<i>M. magnetotacticum</i> MS-1)	CheY 类受体(<i>M. magnetotacticum</i> MS-1)
保守结构域	无	LCB5(鞘氨醇激酶和真核二酰基甘油激酶相关酶)	无	无

3 磁小体结构相关蛋白之间的相互作用和可能机制

目前研究认为,磁小体是由铁磁体颗粒、磁小体膜、磁小体基质和颗粒间连接 4 个组分所构成^[29]. 在磁小体膜上包含大量的膜结合蛋白,相互作用实现铁离子的转运、氧化和还原,以及铁氧化物的沉积和铁磁体的成晶过程^[6, 14, 17, 39]. 此外,在磁小体基质和颗粒间连接中还存在很多可溶性蛋白,它们之间的相互作用不仅促成了磁小体整体结构的装配和维护,对趋磁细菌的磁响应功能也提供了结构保障. 以 Mam22 蛋白为例, Mam22 蛋白中包含 5—6 个 TPR 基元,一般认为其作用是介导蛋白质-蛋白质间相互作用和装配成多蛋白复合体^[26—29]. Fukumori 等利用 Histag-pulldown 技术,初步研究表明 Mam22 可能和包括细胞色素 cd1 在内的磁小体相关蛋白等作用,共同介导或维护磁小体的正常膜或结构框架(待发表). 我们实验室在研究脉冲磁场对磁螺菌 *M. magneticum* AMB-1 的影响过程中也发现,磁场处理后 *magA*, *mamC* 和 *mms6* 基因的表达上调,同时从结构上看磁小体链呈现 4—5 个磁小体排列的分散趋势,而未处理的磁小体链中大多数的磁颗粒连续排列成链(图 2);磁螺菌的磁响应能力(以 C_{mag} 值计)磁场处理和未处理的亦存在差异.

从这些结果可以看出,磁小体合成基因岛中属于同一基因簇的膜或结构相关基因,能够通过协同转录和翻译表达,实现磁小体结构的装配和维护(图 3). 在此基础上,磁小体结构赋予趋磁细菌“感受”外界磁场信号(包括地磁场)的能力,引发趋磁细菌的磁响应.

首先,磁小体膜由细菌质膜内陷形成. 接着,磁铁矿结晶在囊泡中生长和成熟,同时磁小体膜相

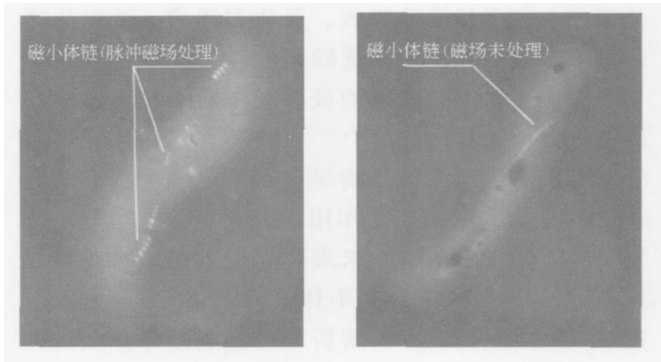


图 2 磁场处理对磁螺菌 *M. magneticum* AMB-1 磁小体链结构的影响

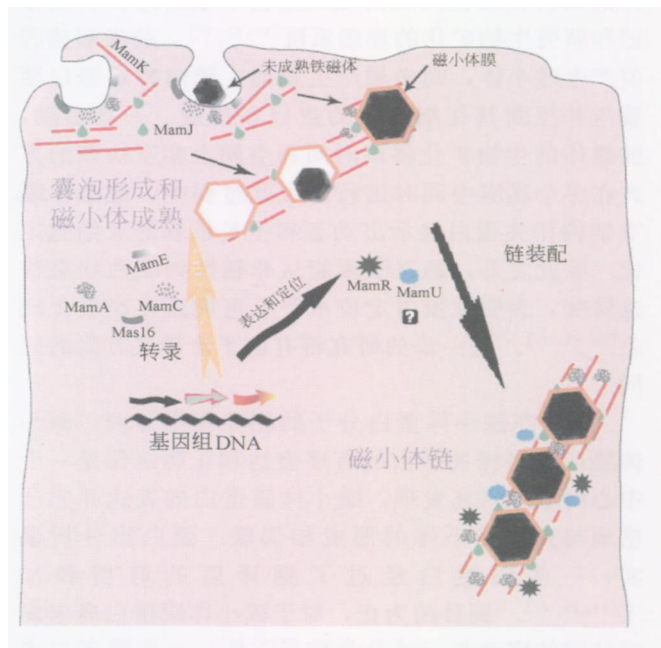


图 3 磁小体链结构可能的装配和维护示意图

关蛋白(Mms16, MamC, MamE 和 MamA 等),以及细胞骨架蛋白 MamK, 连接蛋白 MamJ 等开始和磁小体膜相互结合、作用. 随着铁磁颗粒的不断

成熟, 其他磁小体结构相关蛋白如 MamR, MamU 等亦可能发挥牵引、定位功能, 最终装配形成成熟的磁小体链, 对外界磁场(包括地磁场)信号作出响应. 相关蛋白在磁小体链的维护过程中亦发挥作用.

4 磁小体结构相关蛋白研究的前景与展望

趋磁细菌通过对磁小体膜或结构相关蛋白的遗传调控, 实现从铁的吸收、氧化和还原—铁氧化体的沉积和结晶—磁小体链的装配和维护等一系列环节, 取得了原核细胞中的最高结构水平之一, 并以此创造出最适趋磁性能^[9, 13, 24, 40-42]. 迄今为止, 尽管对磁小体链形成的生物学机制, 包括各种磁小体膜或结构相关蛋白相互作用的研究等已取得不少重要结果, 但笔者认为, 未来研究应当在生物矿化机制和分子相互作用, 磁小体相关蛋白的仿生学应用, 以及磁感受元件的解析和功能表征等方面重点加强和有针对性地开展.

(1) 在生物矿化机制研究方面, 趋磁细菌磁小体的独特性质使其成为地质生物学家的潜在生物标记和研究生物矿化的理想系统^[10, 43, 44]. 趋磁细菌若要产生磁小体, 则必须产生囊泡, 靶向特定蛋白至囊泡并控制其在细胞中的数目和位置. 一旦启动, 铁磁体的生物矿化将以时间和空间上相互协调的方式在多个囊泡中同时进行. 在此过程中, 磁小体膜或结构相关蛋白显示出动态和生长依赖的亚细胞定位. 除此之外, 趋磁细菌能从非磁性到磁性状态快速转变, 表明在蛋白定位水平上可能还存在极化现象^[29, 45, 46]. 进一步的研究将有助于诠释这方面的疑问.

(2) 在磁小体蛋白分子的相互作用方面, 磁小体膜或结构相关蛋白的有序表达和正确定位是一个中心问题. 研究发现, 磁小体膜蛋白的表达并非严格地与完整磁小体的形成相偶联. 蛋白组分析证实, 一些膜蛋白经过了翻译后的剪切和加工^[14, 15, 47]. 到目前为止, 对于磁小体膜蛋白尚未发现共同的序列基元或分类信号^[6, 18]. 一些膜蛋白表现出典型的膜蛋白特征, 而另外一些则相当亲水, 可能定位于质膜一侧. 这表明, 磁小体膜蛋白的结合可能不只是通过疏水相互作用, 一些膜蛋白可能通过其他的作用方式, 如蛋白-蛋白相互作用或与

铁矿结晶矿质表面的直接作用等^[29]. 然而, 磁小体膜蛋白的结构和组成在分子水平上如何控制各式各样的磁铁矿晶体的大小、结构和形状? 磁小体膜结构在细胞周期中是如何组织和装配的? 对这些问题的深入研究将有助于在体外重建磁铁矿的生物矿化过程, 有助于利用仿生学手段将磁小体纳米颗粒改造成需要的结构和磁性, 和进一步的生物技术应用^[48-52].

(3) 在磁感受元件的解析和功能表征方面, 尽管在高等生物中亦发现了类似趋磁细菌中的磁小体链结构^[53-59], 但趋磁细菌却提供了一个简单的磁感受和地磁效应的模型^[57, 60]. 对于外界磁场(包括地磁场)信号而言, 趋磁细菌的磁感受体系完全基于磁小体结构, 因为磁小体膜(结构)相关蛋白如 MamJ, MamK 等的缺失或突变将直接造成趋磁细菌磁响应能力的丧失或减弱. 但是, 磁小体的膜(结构)相关蛋白与磁感受功能的确切关系如何? 趋磁细菌中是否存在能够“感受”外界磁场(地磁场)信号的最小结构或功能单位, 其组成如何? 已发现的磁小体膜(结构)相关蛋白有否参与其中, 等等. 对此问题研究的不断深入探索, 亦能为阐释磁定向和磁感受这一基本生命现象中的生物物理机制提供一定思路.

参 考 文 献

- 1 Blakemore RP. Magnetotactic bacteria. *Science* 1975, 190(4212): 377-379
- 2 Frankel RB, Blakemore RP, Wolfe RS. Magnetite in freshwater magnetotactic bacteria. *Science*, 1979, 203(4387): 1355-1356
- 3 Bazylinski DA, Garritt-Reed AJ, Frankel RB. Electron microscopic studies of magnetosomes in magnetotactic bacteria. *Microsc Res Tech*, 1994, 27(5): 389-401
- 4 Bazylinski DA, Frankel RB, Heywood BR, et al. Controlled biomineralization of magnetite (Fe_3O_4) and greigite (Fe_3S_4) in a magnetotactic bacterium. *Appl Environ Microbiol*, 1995, 61(9): 3232-3239
- 5 Bazylinski DA. Synthesis of the bacterial magnetosome: The making of a magnetic personality. *Int Microbiol* 1999, 2(2): 71-80
- 6 Bazylinski DA, Frankel RB. Magnetosome formation in prokaryotes. *Nat Rev Microbiol*, 2004, 2(3): 217-230
- 7 Frankel RB, Blakemore RP. Navigational compass in magnetic bacteria. *Journal of Magnetism and Magnetic Materials* 1980, 15-18(3): 1562-1564

- 8 Delong EF, Frankel RB, Bazylinski DA. Multiple evolutionary origins of magnetotaxis in bacteria. *Science*, 1993, 259(5096): 803—806
- 9 Bazylinski DA. Structure and function of the bacterial magnetosome. *ASM News*, 1995, 61(7): 337—343
- 10 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性性质研究进展. *科学通报*, 2004, 49(24): 2505—2510
- 11 Gorby YA, Beveridge TJ, Blakemore RP. Characterization of the bacterial magnetosome membrane. *J Bacteriol* 1988, 170(2): 834—841
- 12 Schüler D. Formation of magnetosomes in magnetotactic bacteria. *J Mol Microbiol Biotechnol* 1999, 1(1): 79—86
- 13 Matsunaga T, Sakaguchi T. Molecular mechanism of magnet formation in bacteria. *J Biosci Bioeng*, 2000, 90(1): 1—13
- 14 Schüler D. Molecular analysis of a subcellular compartment: The magnetosome membrane in *Magnetospirillum gryphiswaldense*. *Arch Microbiol* 2004, 181(1): 1—7
- 15 Grunberg K, Muller EC, Otto A, et al. Biochemical and proteomic analysis of the magnetosome membrane in *Magnetospirillum gryphiswaldense*. *Appl Environ Microbiol* 2004, 70(2): 1040—1050
- 16 Grunberg K, Wawer C, Tebo BM, et al. A large gene cluster encoding several magnetosome proteins is conserved in different species of magnetotactic bacteria. *Appl Environ Microbiol* 2001, 67(10): 4573—4582
- 17 Matsunaga T, Okamura Y. Genes and proteins involved in bacterial magnetic particle formation. *Trends Microbiol* 2003, 11(11): 536—541
- 18 Matsunaga T, Okamura Y, Fukuda Y, et al. Complete genome sequence of the facultative anaerobic magnetotactic bacterium *Magnetospirillum* sp. strain AMB-1. *DNA Res* 2005, 12(3): 157—166
- 19 Fukuda Y, Okamura Y, Takeyama H, et al. Dynamic analysis of a genomic island in *Magnetospirillum* sp. strain AMB-1 reveals how magnetosome synthesis developed. *FEBS Lett*, 2006, 580(3): 801—812
- 20 Komeili A, Vali H, Beveridge TJ, et al. Magnetosome vesicles are present before magnetite formation, and MamA is required for their activation. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2004, 101(11): 3839—3844
- 21 Komeili A, Li Z, Newman DK, et al. Magnetosomes are cell membrane invaginations organized by the actin-like protein MamK. *Science* 2006, 311(5758): 242—245
- 22 Okamura Y, Takeyama H, Matsunaga T. A magnetosome-specific GTPase from the magnetic bacterium *Magnetospirillum magneticum* AMB-1. *J Biol Chem*, 2001, 276(51): 48183—48188
- 23 Arakaki A, Webb J, Matsunaga T. A novel protein tightly bound to bacterial magnetic particles in *Magnetospirillum magneticum* strain AMB-1. *J Biol Chem*, 2003, 278(10): 8745—8750
- 24 Scheffel A, Gruska M, Faivre D, et al. An acidic protein aligns magnetosomes along a filamentous structure in magnetotactic bacteria. *Nature* 2006, 440(7080): 110—114
- 25 Okuda Y, Denda K, Fukumori Y. Cloning and sequencing of a gene encoding a new member of the tetratricopeptide protein family from magnetosomes of *Magnetospirillum magnetotacticum*. *Gene*, 1996, 171(1): 99—102
- 26 Schmid SL, Damke H. Coated vesicles: A diversity of form and function. *Faseb J*, 1995, 9(14): 1445—1453
- 27 Rothman JE. The protein machinery of vesicle budding and fusion. *Protein Sci*, 1996, 5(2): 185—194
- 28 Fanning AS, Anderson JM. Protein-protein interactions: PDZ domain networks. *Curr Biol* 1996, 6(11): 1385—1388
- 29 Taoka A, Asada R, Sasaki H, et al. Spatial localizations of Mam22 and Mam12 in the magnetosomes of *Magnetospirillum magnetotacticum*. *J Bacteriol* 2006, 188(11): 3805—3812
- 30 van den Ent F, Amos LA, Lowe J. Prokaryotic origin of the actin cytoskeleton. *Nature* 2001, 413(6851): 39—44
- 31 Jones LJ, Carballido-Lopez R, Errington J. Control of cell shape in bacteria: Helical actin-like filaments in *Bacillus subtilis*. *Cell* 2001, 104(6): 913—922
- 32 van den Ent F, Moller-Jensen J, Amos LA, et al. F-actin-like filaments formed by plasmid segregation protein ParM. *Embo J* 2002, 21(24): 6935—6943
- 33 Moller-Jensen J, Jensen RB, Lowe J, et al. Prokaryotic DNA segregation by an actin-like filament. *Embo J*, 2002, 21(12): 3119—3127
- 34 Errington J. Dynamic proteins and a cytoskeleton in bacteria. *Nat Cell Biol* 2003, 5(3): 175—178
- 35 Kurner J, Medalia O, Linaroudis AA, et al. New insights into the structural organization of eukaryotic and prokaryotic cytoskeletons using cryo-electron tomography. *Exp Cell Res* 2004, 301(1): 38—42
- 36 Gitai Z, Dye N, Shapiro L. An actin-like gene can determine cell polarity in bacteria. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2004, 101(23): 8643—8648
- 37 Moller-Jensen J, Lowe J. Increasing complexity of the bacterial cytoskeleton. *Curr Opin Cell Biol* 2005, 17(1): 75—81
- 38 Kurner J, Frangakis AS, Baumeister W. Cryo-electron tomography reveals the cytoskeletal structure of *Spiroplasma melliferum*. *Science* 2005, 307(5708): 436—438
- 39 Schubbe S, Kube M, Scheffel A, et al. Characterization of a spontaneous nonmagnetic mutant of *Magnetospirillum gryphiswaldense* reveals a large deletion comprising a putative magnetosome island. *J Bacteriol* 2003, 185(19): 5779—5790

- 40 Ofer S, Nowik I, Bauminger ER, et al. Magnetosome dynamics in magnetotactic bacteria. *Biophys J*, 1984, 46(1): 57—64
- 41 Philipse AP, Maas D. Magnetic colloids from magnetotactic bacteria: Chain formation and colloidal stability. *Langmuir*, 2002, 18(25): 9977—9984
- 42 Seufferheld M, Vieira MC, Ruiz FA, et al. Identification of organelles in bacteria similar to acidocalcisomes of unicellular eukaryotes. *J Biol Chem*, 2003, 278(32): 29971—29978
- 43 Kirschvink JL. Paleomagnetic evidence for fossil biogenic magnetite in western Crete. *Earth Planet Sci Lett*, 1982, 59(2): 388—392
- 44 Dunin-Borkowski RE, McCartney MR, Frankel RB, et al. Magnetic microstructure of magnetotactic bacteria by electron holography. *Science*, 1998, 282(5395): 1868—1870
- 45 Fuerst JA. Intracellular compartmentation in planctomycetes. *Annu Rev Microbiol*, 2005, 59: 299—328
- 46 Pruyne D, Legesse-Miller A, Gao L, et al. Mechanisms of polarized growth and organelle segregation in yeast. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2004, 20: 559—591
- 47 Evans JS. ‘Apples’ and ‘oranges’: Comparing the structural aspects of biomineral- and ice-interaction proteins. *Curr Opin Colloid Interf Sci*, 2003, 8(1): 48—54
- 48 Tanaka T, Maruyama K, Yoda K, et al. Development and evaluation of an automated workstation for single nucleotide polymorphism discrimination using bacterial magnetic particles. *Biosens Bioelectron*, 2003, 19(4): 325—330
- 49 Saiyed Z, Telang S, Ramchand C. Application of magnetic techniques in the field of drug discovery and biomedicine. *Biomagn Res Technol*, 2003, 1(1): 2
- 50 Ota H, Takeyama H, Nakayama H, et al. SNP detection in transforming growth factor- β 1 gene using bacterial magnetic particles. *Biosens Bioelectron*, 2003, 18(5-6): 683—687
- 51 Yoshino T, Takahashi M, Takeyama H, et al. Assembly of G protein-coupled receptors onto nanosized bacterial magnetic particles using Mms16 as an anchor molecule. *Appl Environ Microbiol*, 2004, 70(5): 2880—2885
- 52 Amemiya Y, Tanaka T, Yoza B, et al. Novel detection system for biomolecules using nano-sized bacterial magnetic particles and magnetic force microscopy. *J Biotechnol*, 2005, 120(3): 308—314
- 53 Walker MM, Dennis TE, Kirschvink JL. The magnetic sense and its use in long-distance navigation by animals. *Curr Opin Neurobiol*, 2002, 12(6): 735—744
- 54 Mora CV, Davison M, Wild JM, et al. Magnetoreception and its trigeminal mediation in the homing pigeon. *Nature*, 2004, 432(7016): 508—511
- 55 Wiltshcko W, Wiltshcko R. Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *J Comp Physiol*, 2005, 191(8): 675—693
- 56 Wiltshcko R, Wiltshcko W. Magnetoreception. *Bioessays*, 2006, 28(2): 157—168
- 57 Kirschvink JL, Kobayashi-Kirschvink A, Woodford BJ. Magnetite-based magnetoreception. *Curr Opin Neurobiol*, 2001, 11(4): 462—467
- 58 Kirschvink JL, Kobayashi-Kirschvink A, Woodford BJ. Magnetite biomineralization in the human brain. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1992, 89(16): 7683—7687
- 59 Lohmann KJ, Cain SD, Dodge SA, et al. Regional magnetic fields as navigational markers for sea turtles. *Science*, 2001, 294(5541): 364—366
- 60 Greenberg M, Canter K, Mahler I, et al. Observation of magnetoreceptive behavior in a multicellular magnetotactic prokaryote in higher than geomagnetic fields. *Biophys J*, 2005, 88(2): 1496—1499