

异化铁还原菌原位合成铁氧类纳米颗粒及其提高原油采收率的研究进展

彭晨曦¹, 寇静一^{2,3,4}, 邓舒元¹, 孙珊珊^{2,3,4}, 张凡^{1*}, 余跃惠^{2,3,4}

1 中国地质大学(北京)能源学院, 北京 100083

2 长江大学 石油工程学院, 湖北 武汉 430100

3 非常规油气湖北省协同创新中心, 湖北 武汉 430100

4 低碳催化与二氧化碳利用全国重点实验室, 湖北 武汉 430100

彭晨曦, 寇静一, 邓舒元, 孙珊珊, 张凡, 余跃惠. 异化铁还原菌原位合成铁氧类纳米颗粒及其提高原油采收率的研究进展[J]. 微生物学通报, 2026, 53(1): 71-86.

PENG Chenxi, KOU Jingyi, DENG Shuyuan, SUN Shanshan, ZHANG Fan, SHE Yuehui. Research progress on *in situ* synthesis of iron-oxide nanoparticles by dissimilatory iron-reducing bacteria for enhanced oil recovery[J]. Microbiology China, 2026, 53(1): 71-86.

摘要: 基于微生物矿化机制, 异化铁还原菌原位合成纳米材料技术近年来在油藏提高采收率中展现出良好的效果, 逐渐成为微生物提高采收率研究的重要方向。本文从油藏中异化铁还原菌的生态多样性与储层沉积环境的适应性出发, 梳理了其原位合成铁氧类纳米颗粒的成核机制以及在提高原油采收率过程中的作用。异化铁还原菌可通过胞内控制矿化和胞外诱导矿化 2 种机制生成铁氧类纳米颗粒, 前者依赖酶促反应与模板调控, 后者则通过胞外电子传递与胞外聚合物协同诱导金属离子沉淀。研究表明, 异化铁还原菌合成的纳米颗粒因其自身具有高比表面积、润湿反转等能力, 可在无其他生物代谢产物协同作用的情况下, 降低油-水界面张力并增强乳化作用, 提高驱油效率。室内物理模拟实验显示, 该技术在低渗透与非均质油藏中采收率提高 10%–15%。相较于传统外源注入纳米材料的方式, 异化铁还原菌原位合成纳米颗粒的方式在实验条件下表现出更优良的分散性与界面调控能力, 而且在特定环境下可实现持续产物供应。但这种方法在实际的油藏环境中的应用可行性仍需进一步研究验证。

关键词: 异化铁还原菌; 生物纳米; 电子传递; 提高原油采收率

资助项目: 国家自然科学基金(52474053)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (52474053).

*Corresponding author. E-mail: fanzhang@cugb.edu.cn

Received: 2025-06-19; Accepted: 2025-07-30; Published online: 2025-08-12

Research progress on *in situ* synthesis of iron-oxide nanoparticles by dissimilatory iron-reducing bacteria for enhanced oil recovery

PENG Chenxi¹, KOU Jingyi^{2,3,4}, DENG Shuyuan¹, SUN Shanshan^{2,3,4}, ZHANG Fan^{1*}, SHE Yuehui^{2,3,4}

1 School of Energy Resources, China University of Geosciences (Beijing), Beijing 100083, China

2 College of Petroleum Engineering, Yangtze University, Wuhan 430100, Hubei, China

3 Cooperative Innovation Center of Unconventional Oil and Gas, Wuhan 430100, Hubei, China

4 State Key Laboratory of Low Carbon Catalysis and Carbon Dioxide Utilization, Wuhan 430100, Hubei, China

Abstract: On the basis of microbial mineralization mechanisms, the *in situ* synthesis of nanomaterials by dissimilatory iron-reducing bacteria has demonstrated promising efficacy in enhanced oil recovery (EOR)—specifically microbial enhanced oil recovery (MEOR)—applications in recent years, and has gradually become a key focus of the research on MEOR. This paper, beginning with an analysis of the ecological diversity of dissimilatory iron-reducing bacteria within reservoirs and their adaptability to depositional environments, systematically reviews the nucleation mechanisms by which these organisms generate iron-oxide nanoparticles *in situ* and elucidates their roles in improving crude oil recovery. Dissimilatory iron-reducing bacteria produce iron-oxide nanoparticles *via* two distinct pathways: intracellularly controlled mineralization and extracellular induced mineralization. The former relies on enzyme-mediated reactions coupled with biomolecular template regulation, while the latter proceeds through extracellular electron transfer (EET) and coordination with extracellular polymeric substances (EPS) to precipitate metal ions. Studies indicate that nanoparticles biosynthesized by dissimilatory iron-reducing bacteria, owing to their inherently high specific surface area and wettability-reversal capabilities, are able to reduce oil-water interfacial tension and enhance emulsification, thereby improving oil displacement efficiency even in the absence of other microbial metabolic byproducts. Laboratory physical-model experiments have demonstrated that this biogenic nanoparticle-based EOR technique can boost recovery by 10%–15% in low-permeability and heterogeneous reservoir analogues. Compared with conventional approaches that rely on exogenous injection of pre-formed nanoparticles, the *in situ* biosynthesis route exhibits superior nanoparticle dispersion and interfacial modulation under experimental conditions, and offers the potential for sustained product generation in favorable reservoir niches. Nonetheless, the practical applicability and scalability of this strategy under true reservoir conditions remain to be fully validated through further field-scale studies and pilot tests.

Keywords: dissimilatory iron-reducing bacteria; biogenic nanoparticles; electron transfer; enhanced oil recovery

微生物以金属氧化物为电子受体的呼吸代谢在地下水系统、油藏储层等缺氧环境中广泛存在, 并通过介导 Fe、Mn 等元素的氧化还原

反应影响地球化学迁移与矿物结构演变。其中, 以异化铁还原菌(dissimilatory iron-reducing bacteria, DIRB)为代表的功能菌, 如地杆菌属

(*Geobacter*)、希瓦氏菌属(*Shewanella*)、热袍菌属(*Thermotoga*)等常见于缺氧条件下的土壤、油藏储层、含铁页岩以及含铁污水中,并表现出较好的环境适应性与金属还原能力。它们能在厌氧环境中通过胞内的酶促反应或胞外电子传递(extracellular electron transfer, EET)将 Fe(III)矿物表面还原为 Fe(II),进而诱导铁氧类纳米颗粒的合成^[1]。这一反应过程不仅能实现 Fe(III)矿物的可控转化,也为微生物提高原油采收率技术(microbial enhanced oil recovery, MEOR)提供了新的路径^[2-3]。

DIRB 原位合成的铁氧类纳米颗粒可通过降低油-水界面张力、改善润湿性等方式有效提高驱油效率,尤其在低渗透与非均质油藏^[4-5]。在实验室优化条件下,该类纳米颗粒因粒径更小、表面电性稳定,能够在多孔介质中均匀地运移与分布,在微裂缝及孔喉区域表现出显著的沉积定向性与界面附着能力,相较外源注入的纳米材料展现出更强的储层适应性^[6-7]。此外,DIRB 原位合成的纳米颗粒还可与微生物代谢产物(如生物表面活性剂)协同作用形成稳定微乳液体系,进一步增强纳米颗粒对多孔介质中原油的波及效率^[8]。在油藏储层中,铁方解石、黄铁矿等含铁矿物广泛存在,以及注水开发过程中因设备腐蚀产生 Fe(III),这两方面共同为 DIRB 的铁还原反应提供了稳定的 Fe(III)底物来源^[9]。在高温、低氧等极端油藏中成功分离出的功能型 DIRB 菌株,如地底热袍菌(*Thermotoga subterranea*)、热厌氧杆状菌(*Thermoanaerobacter finnii*),依然具有稳定的代谢活性与矿化代谢能力,为实现在油藏中原位产纳米颗粒提供了生态基础^[10-11]。

然而,当前研究多集中于室内模型实验,对于复杂油层环境中 DIRB 的代谢调控与功能表达机制仍缺乏系统性研究。基于此,本文从 DIRB 原位合成铁氧类纳米颗粒在提高原油采收率领域的应用展开,重点分析矿化机制和微观调控过程,以期为后续油藏现场推广提供理论基础。

1 油藏环境中异化铁还原菌功能潜力与储层沉积基础

1.1 陆相油藏内异化铁还原菌的特征

在复杂油藏环境中,DIRB 具有较强的电子供体适应性与电子受体多样性,能够调节局部氧化还原电位,进而介导金属离子迁移、矿物结构演变以及储层烃类组分转化过程。一方面,DIRB 可利用石油烃生物降解过程中生成的乙酸、乳酸、丙酸等有机酸作为电子供体,部分菌株还能利用 H₂ 等小分子维持能量代谢^[12];另一方面,除 Fe(III)外,部分 DIRB 还能利用 Mn(IV)、硝酸盐等多种高电位电子受体,从而在氧化还原条件波动的储层中维持代谢活性^[13]。上述代谢特征为 DIRB 在储层中实现多功能作用提供了生理基础。He 等^[14]在低渗透油藏的微生物刺激试验中,监测到深海脱铁杆菌(*Deferribacter abyssi*)等 DIRB 丰度显著提升,伴随储层水中 Fe(II)浓度增加,烷烃含量升高、芳烃比例降低,表明铁还原过程在调控油藏流体组分转化中具有直接作用。

在微生物群落层面,油藏中 DIRB 常与其他功能菌如硫酸盐还原菌(sulfate-reducing bacteria, SRB)、产甲烷菌、发酵菌等共存,存在协同或竞争关系。其中,发酵菌通过降解油藏中复杂的有机质释放出乙酸、乳酸和 H₂ 等小分子底物,为 DIRB 提供电子供体,提高 Fe(III)还原效率促进纳米生成。而 DIRB 与 SRB 和产甲烷菌之间存在底物竞争关系,三者均可消耗有机酸和 H₂ 获取能量。当储层中 Fe(III)相对丰富时,由于 Fe(III)还原反应在热力学上优于硫酸盐还原和产甲烷反应,DIRB 通常占据代谢优势,从而抑制 SRB 和产甲烷菌的活性^[15]。这一趋势在群落水平上得到了进一步验证,Kadnikov 等^[16]在高盐油藏中发现 *Geobacter* sp.、*Shewanella* sp. 等典型 DIRB 占据绝对优势,推测其活性提高可能抑制其他厌氧菌的代谢。此外,DIRB 还原产生的 Fe(II)可与 SRB 代谢产生的 S²⁻反应生成

FeS 沉淀, 不仅减少了 H₂S 的生成与积累, 还可能在微观尺度上改变储层的孔隙结构, 从而影响原油运移路径与纳米颗粒沉积行为^[17]。

DIRB 在进化过程中形成了多种生理和结构适应机制, 使其能够在油藏极端环境中保持代谢活性。如 *Geobacter* sp. 可在高温、高盐条件下表达热激蛋白(如 Hsp60/GroEL)以维持细胞功能与代谢稳定; 同时分泌胞外聚合物(extracellular polymeric substances, EPS)增强其在孔隙表面的黏附性, 从而促进生物膜的形成, 为代谢活动的持续进行提供了有利条件; 得益于这些适应机制, DIRB 已在多个陆相油田通过分离培养获得, 如 *Thermoanaerobacter* sp.、*Shewanella* sp.、碱土菌(*Geoalkalibacter* sp.)等, 表现出中温至嗜热、嗜碱等多样性的生理特征^[18]。同时还利用 16S rRNA 基因与宏基因组测序技术, 在深部储层水和产出岩心中鉴定出多个铁还原代谢相关的基因和功能模块, 为 DIRB 在油

藏的分布与活性提供了进一步证据。相关菌属、油藏分布及检测方法详见表 1。

DIRB 在多类陆相储层中展现出良好的环境适应性和 Fe(III)还原活性, 在一定程度上与储层形成过程中的沉积条件及其矿物组成有关。然而, 不同储层类型在黏土矿物种类、孔隙结构以及流体环境等方面存在明显差异, 可能对 DIRB 的群落组成和其代谢效率产生影响。因此, 结合储层的地质沉积特征, 探讨其对 DIRB 分布与活性的具体影响, 深入了解 DIRB 在油藏中的作用机制。

1.2 储层沉积环境对异化铁还原菌适应性的影响

陆相油藏多发育于盆地环境中晚期演化阶段, 典型沉积体系包括三角洲、滨浅湖和河流环境, 这类环境由于水动力条件变化频繁、物源供应充足, 因此易形成高还原性和有机质富集的沉积环境^[22]。陆相盆地在沉积-成岩过程

表 1 国内外陆相油藏中分离到的异化铁还原菌

Table 1 Dissimilatory iron-reducing bacteria isolated from continental oil reservoirs at home and abroad

油田名称 Name of oil field	检测方法 Detect method	铁还原菌 Iron-reducing bacteria	参考文献 Reference
阿尔伯塔油田, 加拿大 Alberta Oil Fields, Canada	分离培养 Isolation	腐败希瓦氏 <i>Shewanella putrefaciens</i>	[12]
秋明油田, 俄罗斯 Turmin Oil Fields, Russia	分离培养 Isolation	<i>Thermoanaerobacter</i> sp., <i>Thermotoga</i> sp., 热球菌 <i>Thermococcus</i> sp.	[13]
拉克气田, 法国 Lacq Gas Fields, France	分离培养 Isolation	地下热厌氧杆菌 <i>Thermoanaerobacter</i> <i>subterraneus</i>	[10]
Piceance Basin 油田, 美国 Piceance Basin Oil Fields, USA	分离培养 Isolation	乙醇热厌氧杆菌 <i>T. ethanolicus</i>	[11]
Red Wash 油田, 美国 Red Wash Oil Fields, USA	分离培养 Isolation	地下碱土菌 <i>Geoalkalibacter subterraneus</i>	[19]
Illinois Basin 油田, 美国 Illinois Basin Oil Fields, USA	分离培养 Isolation	火山芽孢杆菌属, 奥芮氏菌属 <i>Vulcanibacillus</i> , <i>Orenia</i>	[20]
大港油田, 中国 Dagang Oil Fields, China	宏基因组 Metagenome	<i>Geobacter</i> sp.	[18]
胜利油田, 中国 Shengli Oil Fields, China	分离培养 Isolation	细胞与遗传所地芽孢杆菌 SL-1 <i>Geobacillus icigianus</i> SL-1	[17]
青海油田, 中国 Qinghai Oil Fields, China	分离培养 Isolation	四合球菌属 <i>Tessaracoccus</i>	[21]
长庆油田, 中国 Changqing Oil Fields, China	宏基因组 Metagenome	<i>Deferribacter abyssi</i> , <i>Desulfovibrio oxycliniae</i>	[14]

中,尤其在快速埋藏与还原封闭的条件下常发生 Fe 的局部富集现象,其来源可包括物源搬运、基底岩石风化或火山碎屑供给等^[23-24]。在沉积初期,Fe 元素以 Fe(III)或 Fe(II)的氧化态与有机质共同沉淀,后期再经压实和成岩胶结形成伊利石、绿泥石、赤铁矿、磁铁矿、黄铁矿等含铁矿物^[25]。这些矿物中不仅包含晶格结构中的 Fe(III),还含有广泛吸附在矿物表面的游离态或弱结合态 Fe(III),后者在一定条件下更易被微生物利用。不同沉积环境中的黏土结构(如伊蒙混层、绿泥石)直接影响其中 Fe 的赋存方式和可还原性;尤其是在湖相和潮坪等细粒沉积环境中,含铁矿物常以薄膜状、涂层形式分布于颗粒表面,其颗粒粒径小、比表面积高,活性位点丰富,为微生物提供了更多的电子受体和依附界面^[26]。此外,Hutchings 等^[27]的研究指出,沉积物成岩过程中的还原条件变化可引发 Fe 价态的周期性交替,如氧化物与碳酸盐、硫化物间的交替重构。这种演变可能使部分 Fe 以更易被微生物还原的形态重新沉淀,为 Fe(III)长期供给提供可能,增强铁还原的可持续性。

在此基础上,DIRB 的生存环境也得以建立与维持。储层环境具备缺氧、温度缓变、盐度适中、渗透性低等特征,并且整体物理-化学条件相对封闭,适配 *Geobacter* sp.、*Shewanella* sp. 等典型 DIRB 的生理需求^[28]。含铁矿物的细粒形态和表面结构,不仅为 DIRB 提供了可还原的 Fe(III),也因表面结构复杂、比表面积大,形成利于菌体附着及电子转移的微环境^[29-30]。研究表明,部分 DIRB 可通过胞外导电机制与 Fe(III)矿物表面直接接触,同时可分泌胞外聚合物和电子穿梭体,维持电子的传递和还原过程的稳定性与连续性^[31]。这类矿物-微生物相互作用不仅促进了铁还原过程的连续性,也通过代谢产物[如 Fe(II)、低分子有机酸]诱导次生矿物(如黄铁矿、磁铁矿)生成,并反过来调节电子受体结构与生物可利用性,局部构成“矿物-微生

物-环境”动态反馈系统^[32]。

因此,储层的沉积环境与成岩演化共同决定了含铁矿物的空间分布和结构状态,而含铁矿物的结构特征和空间分布又直接影响了 DIRB 对含铁矿化的可利用性与还原效率,在一定程度上影响了 DIRB 群落的分布方式与代谢活性。储层环境与微生物之间建立起了长期稳定、动态平衡的协同作用机制,为后续 DIRB 原位合成铁氧类纳米颗粒提供了地质环境条件与生态基础。

2 异化铁还原菌原位合成铁氧类纳米

微生物可通过代谢活动将高价态金属离子还原,并在胞内或胞外诱导其形成具有特定结构的纳米颗粒。这一过程不仅影响金属元素在环境中的迁移与转化,还为构建绿色纳米材料提供了可控的生物路径^[33-34]。微生物介导的矿化过程可根据其对晶体形成的控制程度和矿化空间位置,分为生物控制矿化(biologically controlled mineralization, BCM)和生物诱导矿化(biologically induced mineralization, BIM)两类^[35]。

2.1 生物控制矿化

BCM 是指微生物在胞内或膜结构附近,通过代谢活动精确调控矿物的成核和生长过程。该过程通常依赖酶促反应和有机模板的辅助,从而实现对矿物形貌和结构的有序控制^[36]。金属离子如 Fe(III),首先在细胞表面通过静电作用被吸附,随后借助特定的转运蛋白主动进入胞内;同时,部分 DIRB 还可以分泌胞外多糖或有机酸等天然螯合剂,通过络合稳定 Fe(III),增强其在细胞表面的吸附能力与转运效率;进入胞内的 Fe(III)在微生物代谢驱动的电子传递链中被还原为 Fe(II);该过程始于胞内有机底物氧化,生成的电子以 NADH 或 FADH₂ 形式携带,通过内膜定位的 NADH 脱氢酶注入泛醌池形成还原态泛醌;随后,由内膜色素蛋白 CymA 作为电子传递中继点,从泛醌中接收电子,并

将其进一步传递至细胞质中的还原酶系统(如多血红素还原蛋白),最终将电子传递至进入胞内的金属离子,完成电子链中的终端还原反应;持续的电子流,促使 Fe(II)在细胞质中局部富集形成稳定的还原性微环境,为矿物晶核的形成提供了适宜的条件^[37-39]。生成的 Fe(II)可在胞内进一步参与成核过程,进入矿物晶体成核生长阶段。

晶核通常形成于细胞内具有亲和性的有机模板表面,如多糖链、S-layer 蛋白和脂质囊泡等结构。这些结构通过静电吸附或提供配位点富集 Fe(II),为晶核的定向成核提供微环境;当局部 Fe(II)浓度达到饱和,离子优先在这些模板表面形成晶核,并逐步生长为 Fe₃O₄、Fe⁰ 等纳米晶体^[40-41]。随后,微生物还可分泌包覆性生物因子(如胞内多糖、封端蛋白),在颗粒表面形成稳定外壳,调节晶体的生长速率和生长方向,从而抑制粒子团聚和有序生长,实现对粒径与形貌的精细调控,最终形成分散性良好的纳米颗粒^[39]。

Luef 等^[42]验证了 BCM 机制在 DIRB 中的存在,他们发现奥奈达湖希瓦氏菌(*S. oneidensis*)可在胞内合成球形至类多面体状的磁铁矿颗粒(20–50 nm),表现出良好的磁性和结晶性。其晶核常沿内膜蛋白富集区域定向生长,进一步说明了细胞膜蛋白不仅参与电子传递,也可能为晶核生长过程中提供成核位点与模板功能。

2.2 生物诱导矿化

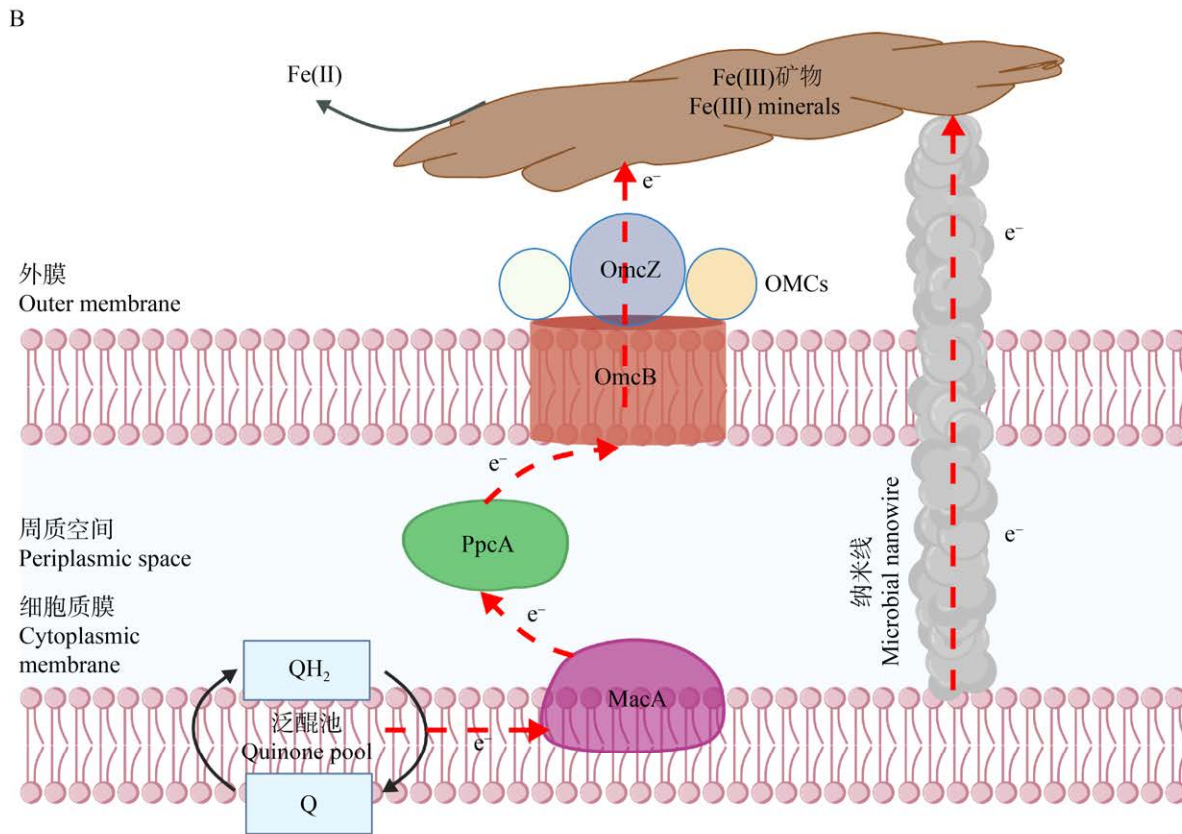
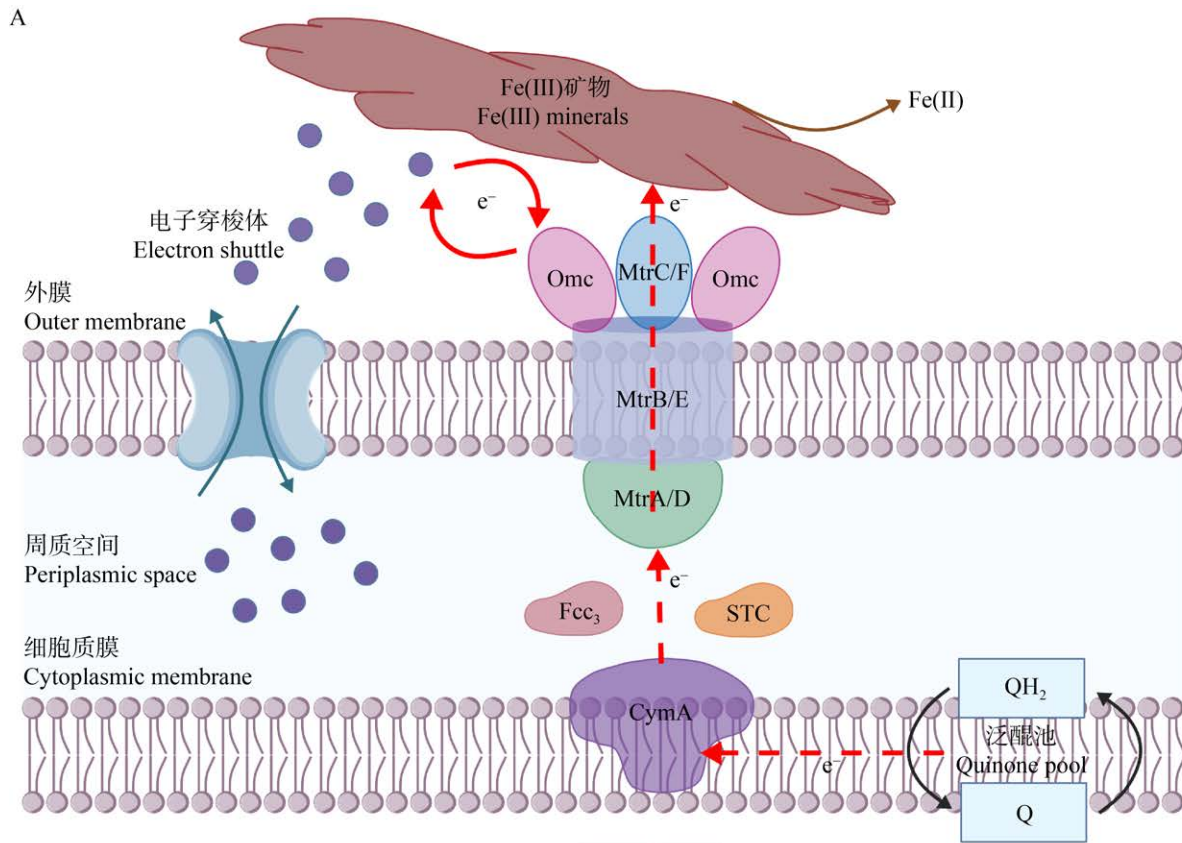
相较于以胞内过程为主的 BCM 机制, BIM 多发生于胞外,依赖 EET 系统将电子传递至 Fe(III)氧化物表面诱导外部矿物形成。当电子供体为有机底物(如乳酸、乙酸)时,电子通常由胞内 NADH 脱氢酶释放并注入泛醌池;若以 H₂ 为供体,则可经由内膜定位的[NiFe]-氢酶直接将电子传递至 CymA,跳过泛醌环节;由于 H₂ 具备更低的电势,该路径在热力学上可提供更强的还原驱动力,尤其适用于缺碳环境下的还原反应^[43-45]。微生物通过上述方式产生电子,

经特定的导电路径跨膜运输至胞外 Fe(III)氧化物,进而诱导局部还原反应和晶核形成,为铁氧类纳米颗粒的合成提供反应环境。

依据 DIRB 的细胞膜结构差异与电子输出方式,EET 系统大致可分为 4 类典型导电机理:跳跃式导电、金属型导电、表面酶导电与丝状导电^[46-47]。

(1)“跳跃式导电机理”以 *Shewanella* sp. 为代表,通过一条由多种色素蛋白组成的电子传递链(如 CymA、Fcc₃、MtrA/B/C 等)将胞内电子传输至胞外矿物表面^[48]。其中,当部分色素蛋白之间的间距超过 14 Å,推测可能涉及量子隧穿效应增强电子的跃迁效率^[49-51]。同时,*Shewanella* sp. 还可分泌如核黄素等可溶性电子穿梭体与 MtrC 和 OmcA 结合实现非接触式的远程电子传递^[52-54]。(2)“金属型导电机理”广泛存在于 *Geobacter* sp., 其胞外 IV 型菌毛富含芳香族残基,可通过 π-π 堆叠形成共轭电子网络,依赖与电子受体直接接触的条件下高效传递电子,部分菌株在导电过程中同样可借助可溶性电子穿梭体辅助传输以提高导电效率^[43,49]。(3)“表面导电酶机制”主要出现在革兰氏阳性菌中,由于缺乏典型的周质空间和外膜结构,电子传递通常依靠嵌入细胞壁肽聚糖层中的多血红素细胞色素(如 OcwA)直接与电子受体接触传递,在特定环境中也可结合电子穿梭体协同传递电子^[55-56]。(4)“丝状导电机理”在某些古菌中被观察到,其表面导电丝结构(如 archaella 或 thread filament)包含堆叠的芳香族残基或血红素簇,可在缺乏典型双层膜结构的背景下建立稳定的胞外导电通路,实现细胞与电子受体之间的直接电子传递^[57-59]。以上 4 种机制及其代表菌种如图 1 所示。

在 BIM 过程中, Fe(III)等金属离子经微生物被还原后,可在胞外环境中诱导局部离子富集,形成成核微环境。这些晶核通常以 EPS、外膜囊泡或胞外多糖等为基质,在无模板条件下自发生长,生成如 Fe₃O₄、Fe⁰ 或蓝铁矿等铁



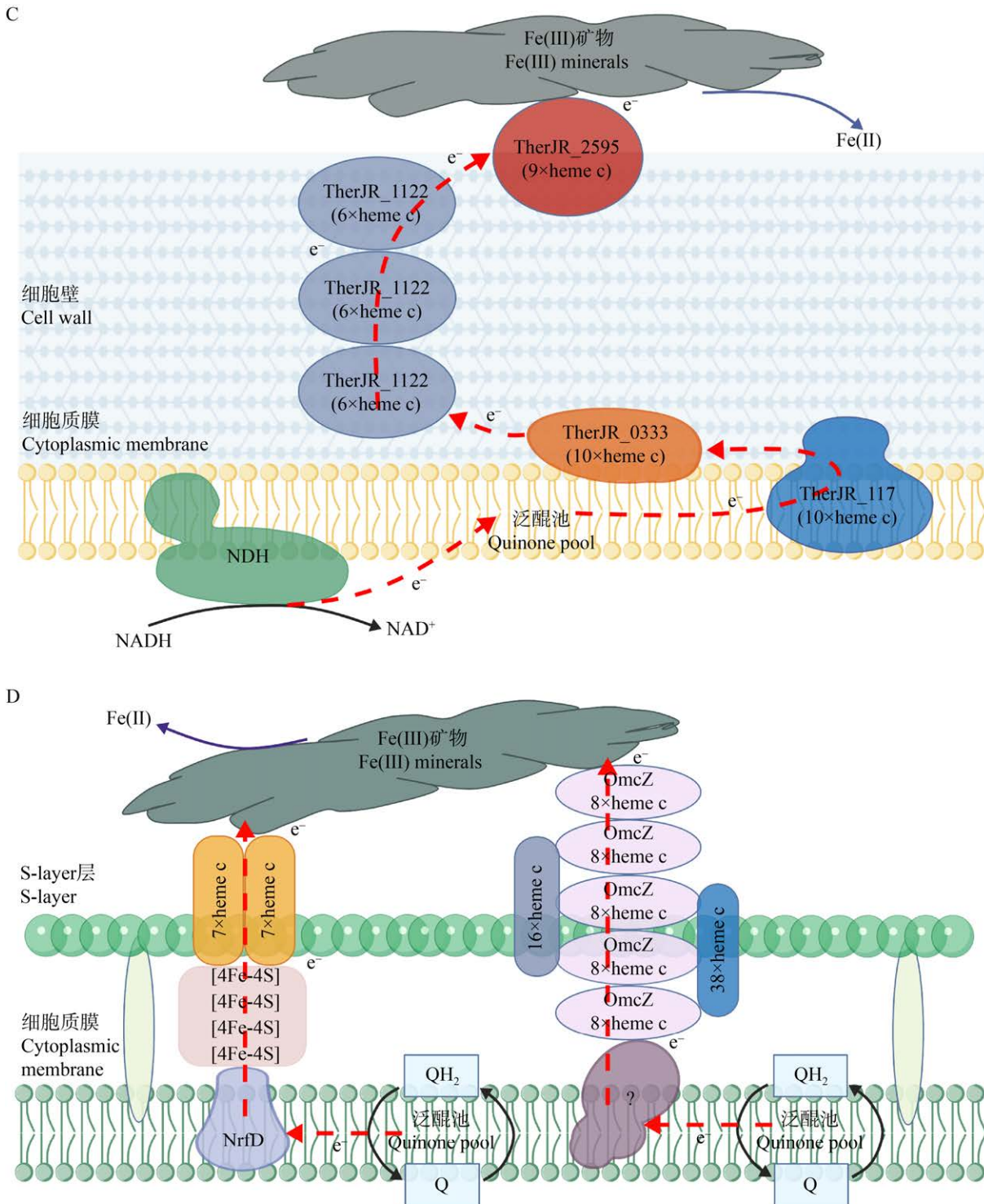


图 1 胞外电子传递机理 A: 跳跃式导电机制: *S. oneidensis* MR-1 可分泌电子穿梭体在 OmcA 接收电子后远程传递电子, 或通过跨膜色素蛋白链(内膜电子载体 CymA→周质蛋白 Fcc₃/STC→跨膜蛋白复合体 MtrA/B/C→外膜细胞色素 OmcA)传递电子至矿物表面^[48]。B: 金属型导电机制: 硫还原地杆菌 (*G. sulfurreducens*) 可通过跨膜色素蛋白链和 IV 型菌毛形成的纳米线接触矿物传递电子(省略了电子穿

梭体电子传递过程)^[48]。C: 表面导电酶机制: 栖热泉菌(*Thermincola potens* strain JR)细胞壁嵌入的多血红 OmcA 直接接触矿物传递电子(省略了电子穿梭体电子传递过程)^[56]。D: 丝状导电机制: 厌氧甲烷氧化菌(*Candidatus Methanoperedens*)表面具有多条导电丝与矿物接触传递电子,部分色素蛋白暂时未确定用“?”暂代^[60]。由 BioGDP.com 创建^[61]。

Figure 1 Extracellular electron transfer (EET) mechanism. A: Hopping conduction mechanism: *S. oneidensis* MR-1 can either secrete soluble electron shuttles to transfer electrons from the outer membrane cytochrome OmcA to remote electron acceptors, or directly transfer electrons through a transmembrane cytochrome chain composed of inner membrane electron carrier CymA, periplasmic proteins Fcc₃/STC, the transmembrane complex MtrA/B/C, and the outer membrane cytochrome OmcA, ultimately delivering electrons to the mineral surface^[48]. B: Metallic-like conduction mechanism: *G. sulfurreducens* transfers electrons to minerals via direct contact, mediated by a transmembrane cytochrome chain and conductive type IV pili forming nanowires, with the electron shuttle-mediated pathway omitted^[48]. C: Surface enzyme conduction mechanism: *Thermincola potens* strain JR transfers electrons through direct contact between the multi-heme cytochrome OmcA embedded in the cell wall and the mineral surface, also bypassing the use of soluble electron shuttles^[56]. D: Filamentous conduction mechanism: *Candidatus Methanoperedens* uses surface-associated conductive filaments to deliver electrons to minerals via direct contact. The involvement of specific cytochrome proteins remains to be fully elucidated^[60]. Created with BioGDP.com^[61].

氧类纳米^[62]。王芙仙等^[63]对 BIM 过程中形貌演化进行了证实,在对 *S. MR-4* 的培养研究中发现,高磷浓度条件下,该菌在第 8 天合成 Fe₃O₄ 纳米颗粒,到第 16 天逐步转化为蓝铁矿纤维状晶体。该过程呈现出由纳米粒子向微晶结构演化的形貌过渡,反映了微生物诱导矿化中物相转变的时序性,同时这一演化受到局部 pH、离子强度以及有机质浓度等微环境因素的影响,展现出微生物对晶体结构与形貌的调控潜力。凭借着更强的电子传递空间延展性,BIM 机制能够适应复杂多孔的沉积环境,使铁氧纳米颗粒在矿物表面更均匀地沉积分布,为纳米材料的规模化原位生成提供了良好条件^[64-65]。

BCM 与 BIM 分别代表了微生物在胞内和胞外环境下诱导纳米形成的两类机制,其在反应空间、电子传递路径和成核方式上展现出明显的差异特征,如图 2 所示。然而在复杂储层条件下,这两类机制往往同时发生并相互影响,同时受到储层环境、微生物种类等多种因子的共同影响。目前的大多数研究仍停留在实验阶段,缺乏对这两类机制在非均油藏中可能的协同或竞争行为的深入揭示。探明其机制调控方式与环境适配范围,将为微生物在实际油藏中

的可控应用提供理论支撑。

3 异化铁还原菌代谢与生物矿化协同作用提高采收率

在油藏环境中,DIRB 以 Fe(III)为电子受体通过还原反应获得能量的同时,可诱导原位合成铁氧类纳米颗粒。颗粒的成核位置、粒径大小和空间分布既受 pH、Fe 浓度等外部反应条件的影响,还受到 DIRB 自身代谢路径、生理状态和所处局部微环境的共同调控^[48]。在矿化过程中,DIRB 分泌的 EPS、有机酸等代谢产物不仅为晶体成核提供稳定模板,还可改变岩石表面电荷分布和润湿性,为原油的剥离和运移提供更有利的微观界面环境^[65-66]。

Zhang 等^[67]研究表明,吉尔卡湖希瓦氏菌(*S. chilikensis*) CD-4 在诱导磁性纳米颗粒合成的同时,其分泌的胞外物质可降低油-水界面张力;生成的磁性纳米颗粒除了受自身理化特性影响,更受 *S. chilikensis* CD-4 代谢活动的调控,因而优先聚集在裂缝交汇或孔喉受限区域,表现出较强的靶向性;磁性纳米颗粒通过调剖、改变局部润湿性等作用有效动员滞留油滴,从而恢复微观通道连通性;该过程中还伴随岩石

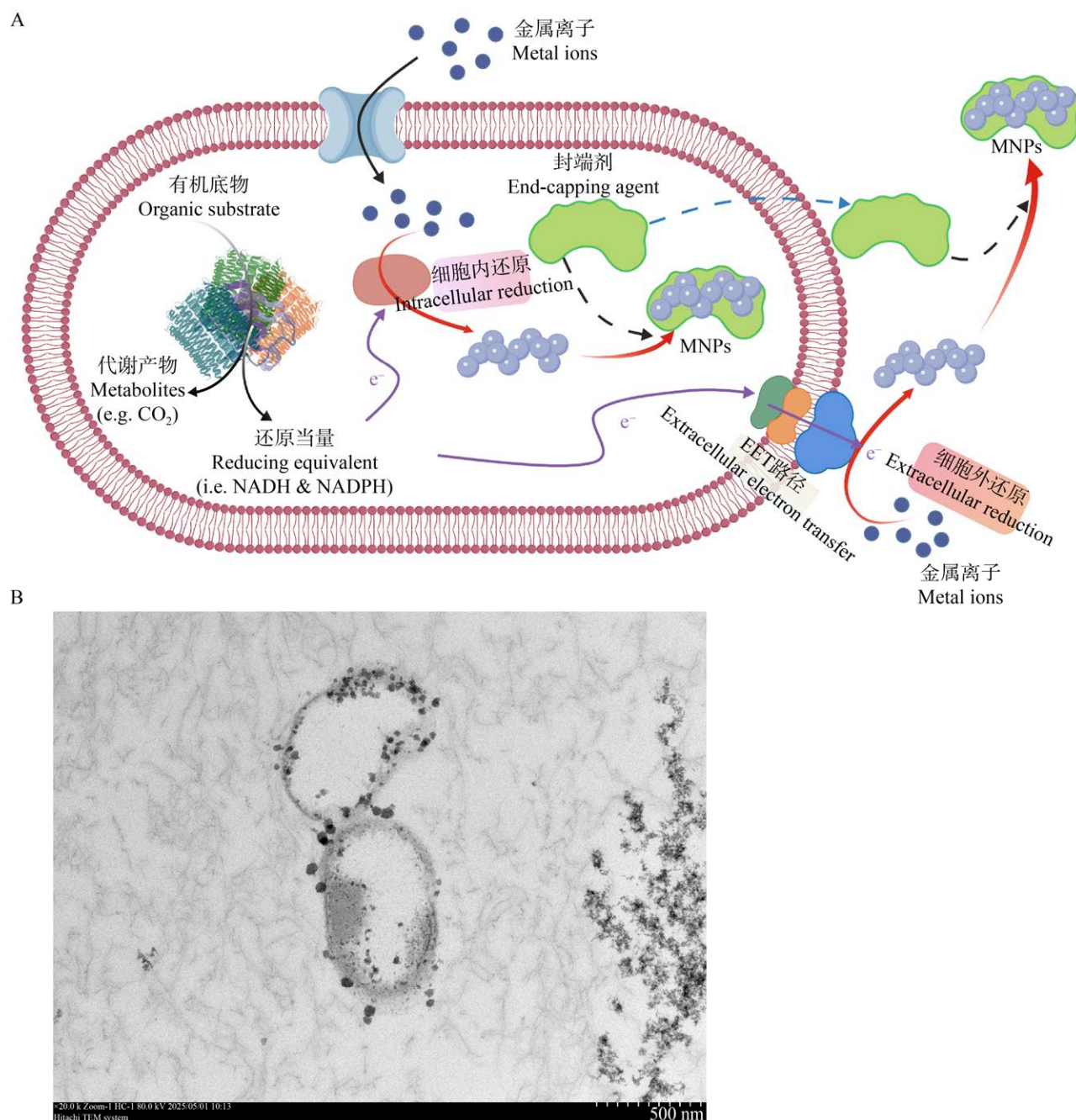


图 2 微生物胞内外合成纳米机理 A: 微生物通过代谢产生的电子可还原进入胞内或胞外存在的金属离子, 并分泌封端剂限制生长最终形成稳定的纳米颗粒^[48]。B: *Shewanella* sp.原位合成 Fe_3O_4 纳米的生物透射电镜, 细胞壁上的黑色圆形为纳米颗粒。由 BioGDP.com 创建^[61]。

Figure 2 Nano mechanism of microbial intracellular and extracellular synthesis. A: Microorganisms generate electrons through metabolism, which can reduce metal ions either internalized into the cell or present in the extracellular environment. The secretion of capping agents then limits further growth, leading to the formation of stable nanoparticles^[48]. B: *In situ* biosynthesis of Fe_3O_4 nanoparticles by *Shewanella* sp., as observed *via* bio-transmission electron microscopy (Bio-TEM), black circular structures of approximately on the cell wall represent the formed nanoparticles. Created with BioGDP.com^[61].

润湿反转和油滴运移路径的优化, 在驱油实验中采收率提高 15.55%。该过程展现了单株的 DIRB 在原位诱导矿化与调节界面物性的能力。

此外, DIRB 能够与其他功能菌形成协同关系, 不仅提高了纳米颗粒的合成效率, 同时在提高原油采收率方面发挥更好效果。Wang 等^[68]将 *Shewanella* sp. 菌株原位生成的 Fe_2O_3 纳米颗粒与芽孢杆菌属(*Bacillus*)分泌的生物表面活性剂构建了生物-纳米驱油体系, 该体系乳化指数高, 将岩石润湿反转, 增强原油的剥离与运移能力最终使采收率提高了 15.63%。实验结果表明, 不同菌种间的代谢协同可使驱油效率更高效, 体现出微生物群落的系统作用和对油藏环境适应性。

在宏观层面, DIRB 通过 Fe(III)还原过程降低局部氧化还原电位, 产生的有机酸等代谢产物使微环境酸化, 促进原有矿物溶解以提高储层渗透率。Dong 等^[69]在 0.1–40.0 MPa 条件下, 从油藏中分离出 *Shewanella* sp. 与黄色弯曲霉属(*Flaviflexus*)菌株, 发现可稳定诱导伊利石和方沸石等二次矿物的生成, 伴随黏土结构松动, 使后续驱替液更好地渗流, 该过程体现微生物在矿物转化方面作用。上述应用如表 2 所示。

在原位矿化过程中, DIRB 不仅诱导铁氧类纳米颗粒合成, 其分泌的 EPS 等胞外产物和形成的生物膜结构还能在油-岩界面形成楔形水膜, 降低界面张力促进油滴剥离。此外, 微生物群落通过调节局部微环境, 影响矿物沉积过

表 2 异化铁还原菌代谢作用及其原位合成的铁氧纳米颗粒实验条件下提高原油采收率的应用

Table 2 Applications of dissimilatory iron-reducing bacteria (DIRB) metabolic activity and *in situ* synthesized iron oxide nanoparticles for enhanced oil recovery under experimental conditions

菌株 Strain	合成的纳米 Synthesized nanoparticle	作用机制 Mechanism of action	采收率提高 Improvement in oil recovery (%)	油藏模拟条件 Reservoir simulation condition	参考文献 Reference
<i>Shewanella</i> sp., <i>Flaviflexus</i> sp.	/	原位矿化促使黏土结构松动、增强微裂缝连通性, 改善孔隙结构 <i>In situ</i> biomineralization loosens clay structures, enhances microfracture connectivity, and improves pore architecture	未直接量化, 但表现出结构改善 Not directly quantified, but demonstrated structural improvement	超高压微生物培养 (0.1–40.0 MPa) Ultra-high-pressure microbial cultivation (0.1–40.0 MPa)	[69]
<i>Shewanella</i> <i>chilikensis</i> CD-4	Fe_3O_4	降低油水界面张力约 30%; 提升孔喉连通性与润湿性 Reduction of oil-water interfacial tension by approximately 30%; enhancement of pore-throat connectivity and wettability	15.55%	岩心柱实验(低渗油藏样品); 常压驱替 Core flooding experiment (low-permeability reservoir samples); ambient pressure displacement	[67]
<i>Shewanella</i> sp.	Fe_2O_3	与生物表面活性剂协同形成稳定乳状液; 增强乳化与润湿性反转 Synergistic formation of stable emulsions with biosurfactants; enhanced emulsification and wettability alteration	15.63%	模拟油藏注入实验; 老化与水驱替 Simulated reservoir injection experiment; aging and water flooding	[68]

“/”表示该文献未提及该菌株是否合成纳米颗粒。

“/” indicates that nanoparticle synthesis by the strain was not reported in the corresponding literature.

程并改变孔喉结构。这种以微生物代谢活动为核心的界面调控机制，在提高原油采收率方面展现出“微生物-矿物-原油”的系统耦合作用，如图 3 所示。相较于外源注入纳米材料，该过程更适合复杂的储层环境。

4 结论与展望

DIRB 作为一类典型的厌氧电子传递微生物，具有适应极端油藏环境的生理特性。其 EET 机制可驱动 Fe(III)还原发生矿化反应，在原位生成纳米材料的同时，在改善孔隙结构、调节润湿性和降低油-水界面张力等方面展现出良

好的性能，为低渗和非均质油藏的微生物提高原油采收率提供了新的方法。在此基础上，本文综述了 DIRB 原位产纳米驱油技术，该技术的建立依赖 3 个前提条件：原油储层中广泛分布含铁矿物为铁还原反应提供稳定的电子受体；油藏中存在 DIRB 为微生物诱导的矿化反应提供菌群基础；油藏环境适宜 DIRB 进行矿化反应。

尽管 DIRB 原位合成纳米材料的机理已基本明确，驱油潜力也逐步得到验证，但在工程实践前需完善以下几个关键问题：(1) 油藏样品中分离的 DIRB 菌株数量较少，产金属纳米机

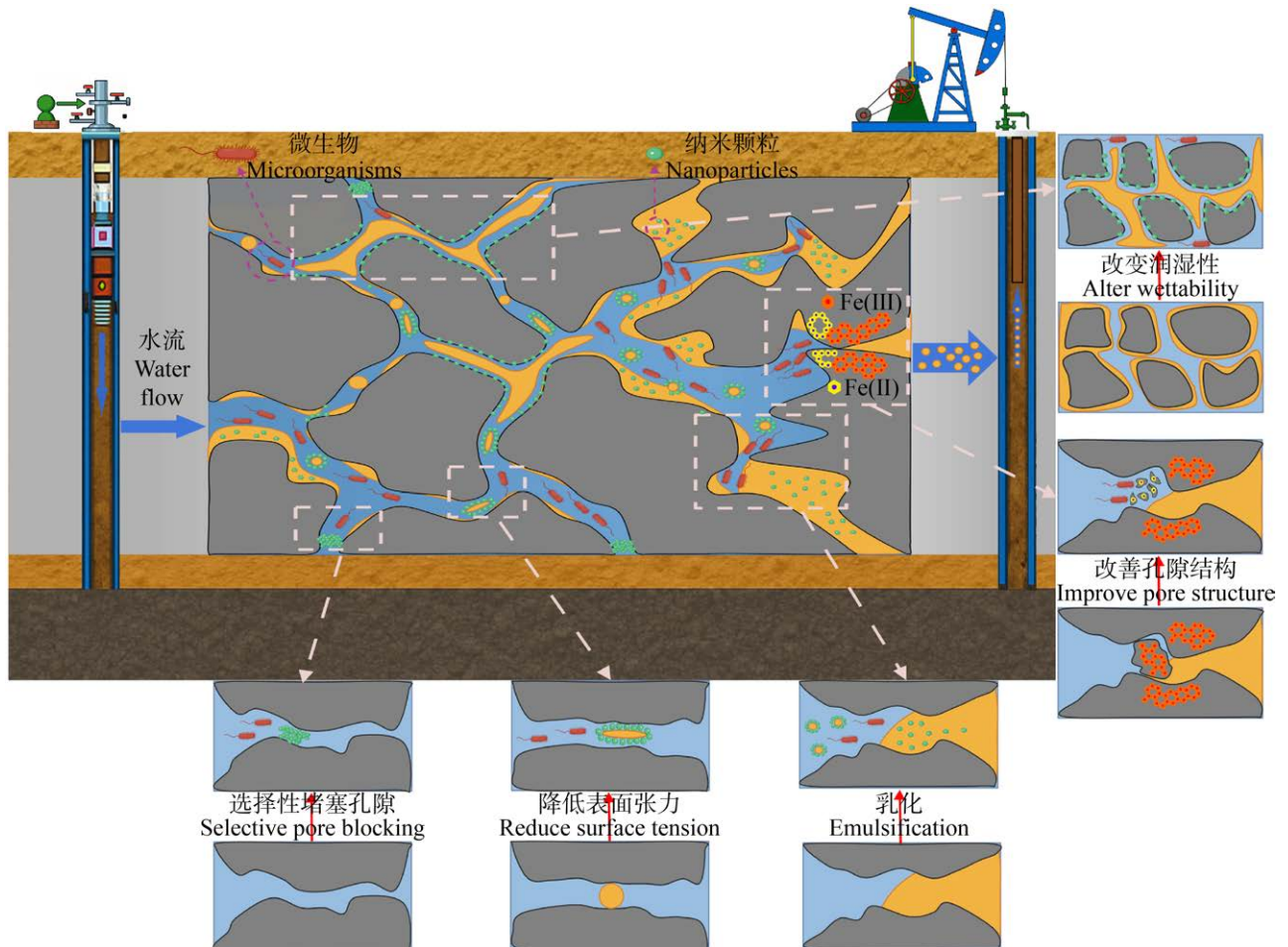


图 3 异化铁还原菌原位生成的铁氧纳米颗粒提高原油采收率机理^[70] 由 BioGDP.com 创建^[61]。

Figure 3 Mechanisms by which in situ synthesized iron oxide nanoparticles by dissimilatory iron-reducing bacteria (DIRB) enhance oil recovery^[70]. Created with BioGDP.com^[61].

制的关键影响因素尚不清晰。因此,需完善油藏中具有铁还原合成生物纳米功能本源菌群认知和分离,根据菌株的矿化能力与环境耐受性对其产纳米活性及机制进行研究。(2) DIRB 属于嗜极微生物,对环境变化极为敏感,复杂的培养条件使工业大规模生物纳米合成受限。原油储层可为 DIRB 提供理想的生存场所,但其功能激活需要进一步优化培养条件及完善激活剂成分,提高菌株原位合成纳米稳定性。(3) 因微生物产纳米的微生物-矿物-原油交互作用机制不同于其他的 MEOR 技术,目前尚缺乏符合其特点的工艺流程与技术评价标准,现有 MEOR 技术体系难以直接应用。未来需要大量的岩心模拟实验来制定微生物产纳米 MEOR 技术选井选层原则与微生物纳米驱油技术工艺方案。

相较于其他 MEOR 路径或外源纳米注入方式,DIRB 原位合成铁氧类纳米更具有经济效益。该方法在减少材料成本的同时具有调控结构与润湿性的复合优势,有更好的现场适应性。

作者贡献说明

彭晨曦:撰写文章,数据收集与监管;寇静一、邓舒元:稿件润色修改;孙姗姗:监督指导;张凡:获取基金,提出概念;余跃惠:监督指导。

作者利益冲突公开声明

作者声明绝无任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

REFERENCES

- [1] 余跃惠,舒闯闯,付健,刘宇龙,孙珊珊,喻高明. 微生物提高采收率过程中促进原油动用的机制[J]. 科学技术与工程, 2023, 23(22): 9331-9340. SHE YH, SHU CC, FU J, LIU YL, SUN SS, YU GM. Mechanism of promoting crude oil production during microbial enhanced oil recovery process[J]. Science Technology and Engineering, 2023, 23(22): 9331-9340 (in Chinese).
- [2] JEEVANANDAM J, KIEW SF, BOAKYE-ANSAH S, LAU SY, BARHOUM A, DANQUAH MK, RODRIGUES J. Green approaches for the synthesis of metal and metal oxide nanoparticles using microbial and plant extracts[J]. Nanoscale, 2022, 14(7): 2534-2571.
- [3] CAMPAÑA AL, SARAGLIADIS A, MIKHEENKO P, LINKE D. Insights into the bacterial synthesis of metal nanoparticles[J]. Frontiers in Nanotechnology, 2023, 5: 1216921.
- [4] 刘宇龙,姚俊虎,舒闯闯,余跃惠. 磁性 Fe_3O_4 纳米颗粒的生物合成及其在提高采收率中的应用[J]. 化工进展, 2023, 42(5): 2464-2474. LIU YL, YAO JH, SHU CC, SHE YH. Biosynthesis and EOR application of magnetic Fe_3O_4 NPs[J]. Chemical Industry and Engineering Progress, 2023, 42(5): 2464-2474 (in Chinese).
- [5] 冯青,张凡,王博,李胜胜,陈哲永,李啸南,余跃惠. 生物纳米增注技术在渤海油田中低渗储层的应用[J]. 断块油气田, 2025, 32(1): 153-158, 176. FENG Q, ZHANG F, WANG B, LI SS, CHEN ZY, LI XN, SHE YH. Application of bio-nano increasing injection technology in medium and low permeability reservoirs of Bohai Oilfield[J]. Fault-Block Oil & Gas Field, 2025, 32(1): 153-158, 176 (in Chinese).
- [6] 冯阳阳,赵众从,杨文博,胡琳琪,张文达,余跃惠. 微生物合成金属纳米颗粒及在稠油催化降黏中的应用研究进展[J]. 化工进展, 2021, 40(4): 2215-2226. FENG YY, ZHAO ZC, YANG WB, HU LQ, ZHANG WD, SHE YH. Microbial natural synthetic metal nanoparticles and the application in heavy oil catalytic viscosity reduction[J]. Chemical Industry and Engineering Progress, 2021, 40(4): 2215-2226 (in Chinese).
- [7] 刘宇龙,余跃惠. 纳米粒子的分散稳定机制及影响因素研究[J]. 化工新型材料, 2022, 50(S1): 298-302, 311. LIU YL, SHE YH. Study on dispersion stabilization mechanism and influencing factor of nanoparticle[J]. New Chemical Materials, 2022, 50(S1): 298-302, 311 (in Chinese).
- [8] 王博,邓舒元,冯青,余跃惠,张凡. 生物纳米驱油剂体系的制备与性能评价[J]. 油田化学, 2023, 40(4): 676-683, 703. WANG B, DENG SY, FENG Q, SHE YH, ZHANG F. Preparation and performance evaluation of biological nano-oil displacement agent system[J]. Oilfield Chemistry, 2023, 40(4): 676-683, 703 (in Chinese).
- [9] KAMAL MS, MAHMOUD M, HANFI M, ELKATATNY S, HUSSEIN I. Clay minerals damage quantification in sandstone rocks using core flooding and NMR[J]. Journal of Petroleum Exploration and Production Technology, 2019, 9(1): 593-603.
- [10] FARDEAU ML, MAGOT M, PATEL BK, THOMAS P, GARCIA JL, OLLIVIER B. *Thermoanaerobacter subterraneus* sp. nov., a novel thermophile isolated from oilfield water[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2000, 50 Pt 6: 2141-2149.
- [11] ROH Y, LIU SV, LI GS, HUANG HS, PHELPS TJ, ZHOU JZ. Isolation and characterization of metal-reducing *Thermoanaerobacter* strains from deep subsurface environments of the Piceance Basin, Colorado[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2002, 68(12): 6013-6020.
- [12] 翁雪,余跃惠,王子琛. 油藏铁还原微生物的研究进展[J]. 微生物学通报, 2019, 46(3): 645-653. WENG X, SHE YH, WANG ZC. Progress of Fe(III)-reducing microorganisms in petroleum reservoirs[J]. Microbiology China, 2019, 46(3): 645-653 (in Chinese).

- [13] SLOBODKIN AI, JEANTHON C, L'HARIDON S, NAZINA T, MIROSHNICHENKO M, BONCH-OSMOLOVSKAYA E. Dissimilatory reduction of Fe(III) by thermophilic bacteria and Archaea in deep subsurface petroleum reservoirs of western Siberia[J]. *Current Microbiology*, 1999, 39(2): 99-102.
- [14] HE YL, HU YJ, HUANG H, ZENG H, NI J, DONG H, ZHANG F, SHE YH. Dynamic variations of oil components and microbial communities during indigenous microbial stimulation pilot study in low-permeability reservoirs[J]. *Energy Reports*, 2023, 9: 5155-5165.
- [15] VARJANI SJ, GNANSOUNOU E. Microbial dynamics in petroleum oilfields and their relationship with physiological properties of petroleum oil reservoirs[J]. *Bioresource Technology*, 2017, 245: 1258-1265.
- [16] KADNIKOV VV, RAVIN NV, SOKOLOVA DS, SEMENOVA EM, BIDZHIEVA SK, BELETSKY AV, ERSHOV AP, BABICH TL, KHISAMETDINOV MR, MARDANOV AV, NAZINA TN. Metagenomic and culture-based analyses of microbial communities from petroleum reservoirs with high-salinity formation water, and their biotechnological potential[J]. *Biology*, 2023, 12(10): 1300.
- [17] 胡小丽, 张蔚, 刘邓, 邱轩, 王红梅. 油藏嗜热菌与膨润土的相互作用及其对储层防膨的意义[J]. *微生物学报*, 2019, 59(6): 1197-1208.
HU XL, ZHANG W, LIU D, QIU X, WANG HM. Effect of interaction between pristine thermophilic bacteria and bentonite on anti-swelling of oil reservoir[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2019, 59(6): 1197-1208 (in Chinese).
- [18] NAZINA TN, SHESTAKOVA NM, SEMENOVA EM, KORSHUNOVA AV, KOSTRUKOVA NK, TOUROVA TP, MIN L, FENG QX, POLTARAUS AB. Diversity of metabolically active *Bacteria* in water-flooded high-temperature heavy oil reservoir[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 707.
- [19] GREENE AC, PATEL BKC, YACOB S. *Geoalkalibacter subterraneus* sp. nov., an anaerobic Fe(III)- and Mn(IV)-reducing bacterium from a petroleum reservoir, and emended descriptions of the family *Desulfuromonadaceae* and the genus *Geoalkalibacter*[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2009, 59(Pt 4): 781-785.
- [20] DONG YR, SANFORD RA, LOCKE RA 2nd, CANN IK, MACKIE RI, FOUKE BW. Fe-oxide grain coatings support bacterial Fe-reducing metabolisms in 1.7–2.0 km-deep subsurface quartz arenite sandstone reservoirs of the Illinois Basin (USA)[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 511.
- [21] DONG H, ZHANG F, XU T, LIU YL, DU Y, WANG C, LIU TS, GAO J, HE YL, WANG XT, SUN SS, SHE YH. Culture-dependent and culture-independent methods reveal microbe-clay mineral interactions by dissimilatory iron-reducing bacteria in an integral oilfield[J]. *Science of The Total Environment*, 2022, 840: 156577.
- [22] JAFARZADEH N, KADKHODAIE A, BAHREHVAR M, WOOD DA, JANAHMAD B. Reservoir characterization of fluvio-deltaic sandstone packages in the framework of depositional environment and diagenesis, the south Caspian Sea basin[J]. *Journal of Asian Earth Sciences*, 2022, 224: 105028.
- [23] GU XX, ZHANG YM, LI BH, DONG SY, XUE CJ, FU SH. Hydrocarbon- and ore-bearing basal fluids: a possible link between gold mineralization and hydrocarbon accumulation in the Youjiang basin, South China[J]. *Mineralium Deposita*, 2012, 47(6): 663-682.
- [24] WANG XX, ZHOU J, WU YH, BOL R, WU Y, SUN HY, BING HJ. Fine sediment particle microscopic characteristics, bioavailable phosphorus and environmental effects in the world largest reservoir[J]. *Environmental Pollution*, 2020, 265: 114917.
- [25] LI CZ, GUO P, XU JH, ZHONG K, WEN HG. Influences of different alkaline and acidic diagenetic environments on diagenetic evolution and reservoir quality of alkaline lake shales[J]. *Petroleum Exploration and Development*, 2024, 51(1): 97-113.
- [26] BAIYEGUNHI C, LIU KW, GWAVAVA O. Diagenesis and reservoir properties of the Permian ecca group sandstones and mudrocks in the eastern cape province, South Africa[J]. *Minerals*, 2017, 7(6): 88.
- [27] HUTCHINGS AM, TURCHYN AV. A quantification of the effect of diagenesis on the paleoredox record in mid-Proterozoic sedimentary rocks[J]. *Geology*, 2021, 49(9): 1143-1147.
- [28] AFZAL I, FOGHT J, ULRICH A, SIDDIQUE T. Implications of iron minerals in terrestrial anaerobic microbial redox processes for greenhouse and toxic gas emissions, and contaminant dynamics[J]. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2025, 55(11): 836-859.
- [29] ZHAO TX, XU S, HAO F. Differential adsorption of clay minerals: implications for organic matter enrichment[J]. *Earth-Science Reviews*, 2023, 246: 104598.
- [30] BRIDGE TAM, JOHNSON DB. Reduction of soluble iron and reductive dissolution of ferric iron-containing minerals by moderately thermophilic iron-oxidizing bacteria[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, 64(6): 2181-2186.
- [31] STEWART LC, HOUGHTON K, CARERE CR, POWER JF, CHAMBEFORT I, STOTT MB. Interaction between ferruginous clay sediment and an iron-reducing hyperthermophilic *Pyrobaculum* sp. in a terrestrial hot spring[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2018, 94(11): fty160.
- [32] QUEVEDO CP, JIMÉNEZ-MILLÁN J, CIFUENTES GR, GÁLVEZ A, CASTELLANOS-ROZO J, JIMÉNEZ-ESPINOSA R. The potential role of S- and Fe-cycling bacteria on the formation of Fe-bearing mineral (pyrite and vivianite) in alluvial sediments from the upper chicamocha river basin, Colombia[J]. *Minerals*, 2021, 11(10): 1148.
- [33] SINGH P, KIM YJ, ZHANG DB, YANG DC. Biological synthesis of nanoparticles from plants and microorganisms[J]. *Trends in Biotechnology*, 2016, 34(7): 588-599.
- [34] SHAH AH, AHMAD RATHER M. Intracellular and extracellular microbial enzymes and their role in nanoparticle synthesis[M]//*Microbial Nanotechnology: Green Synthesis and Applications*. Singapore: Springer Singapore, 2021: 41-59.

- [35] EBRAHIMINEZHAD A, MANAFI Z, BERENJIAN A, KIANPOUR S, GHASEMI Y. Iron-reducing bacteria and iron nanostructures[J]. *Journal of Advanced Medical Sciences and Applied Technologies*, 2017, 3(1): 9.
- [36] SALEM SS, FOU DA A. Green synthesis of metallic nanoparticles and their prospective biotechnological applications: an overview[J]. *Biological Trace Element Research*, 2021, 199(1): 344-370.
- [37] 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.
- [38] CLARKE TA, EDWARDS MJ, GATES AJ, HALL A, WHITE GF, BRADLEY J, REARDON CL, SHI L, BELIAEV AS, MARSHALL MJ, WANG ZM, WATMOUGH NJ, FREDRICKSON JK, ZACHARA JM, BUTT JN, RICHARDSON DJ. 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.
- [39] KATO Y, SUZUKI M. Synthesis of metal nanoparticles by microorganisms[J]. *Crystals*, 2020, 10(7): 589.
- [40] DOHNALKOVA AC, GORBY YA, McLEAN J, FREDRICKSON JK, KENNEDY DW. Biogenic mineral formation by iron reducing bacteria[J]. *Microscopy and Microanalysis*, 2001, 7(S2): 756-757.
- [41] JADOUN S, CHAUHAN NPS, ZARRINTAJ P, BARANI M, VARMA RS, CHINNAM S, RAHDAR A. Synthesis of nanoparticles using microorganisms and their applications: a review[J]. *Environmental Chemistry Letters*, 2022, 20(5): 3153-3197.
- [42] LUEF B, FAKRA SC, CSENCISITS R, WRIGHTON KC, WILLIAMS KH, WILKINS MJ, DOWNING KH, LONG PE, COMOLLI LR, BANFIELD JF. Iron-reducing bacteria accumulate ferric oxyhydroxide nanoparticle aggregates that may support planktonic growth[J]. *The ISME Journal*, 2012, 7(2): 338-350.
- [43] RAJPUT VD, MINKINA T, KIMBER RL, SINGH VK, SHENDE S, BEHAL A, SUSHKOVA S, MANDZHIEVA S, LLOYD JR. Insights into the biosynthesis of nanoparticles by the genus *Shewanella*[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2021, 87(22): e0139021.
- [44] GHOSH S, AHMAD R, BANERJEE K, AIAJMI MF, RAHMAN S. Mechanistic aspects of microbe-mediated nanoparticle synthesis[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 638068.
- [45] WEBER KA, ACHENBACH LA, COATES JD. Microorganisms pumping iron: anaerobic microbial iron oxidation and reduction[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2006, 4(10): 752-764.
- [46] GONZALEZ V, ABARCA-HURTADO J, ARANCIBIA A, CLAVERÍAS F, GUEVARA MR, ORELLANA R. Novel insights on extracellular electron transfer networks in the *Desulfovibrionaceae* family: unveiling the potential significance of horizontal gene transfer[J]. *Microorganisms*, 2024, 12(9): 1796.
- [47] DAS BS, DAS A, MISHRA A, ARAKHA M. Microbial cells as biological factory for nanoparticle synthesis[J]. *Frontiers of Materials Science*, 2021, 15(2): 177-191.
- [48] ZOU L, ZHU F, LONG ZE, HUANG YH. Bacterial extracellular electron transfer: a powerful route to the green biosynthesis of inorganic nanomaterials for multifunctional applications[J]. *Journal of Nanobiotechnology*, 2021, 19(1): 120.
- [49] 孔冠楠, 许玫英, 杨永刚. 基于直接接触的微生物胞外电子传递[J]. *微生物学报*, 2017, 57(5): 643-650.
- KONG GN, XU MY, YANG YG. Direct contact-dependent microbial extracellular electron transfer[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2017, 57(5): 643-650 (in Chinese).
- [50] TEZCAN FA, CRANE BR, WINKLER JR, GRAY HB. Electron tunneling in protein crystals[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98(9): 5002-5006.
- [51] FERREIRO JA, YU X, PECHT I, SHEVES M, CUEVAS JC, CAHEN D. Tunneling explains efficient electron transport via protein junctions[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(20): E4577-E4583.
- [52] ZHAO G, LI EZ, LI JJ, LIU F, YANG XN, XU MY. Effects of flavin-goethite interaction on goethite reduction by *Shewanella decolorationis* S12[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 1623.
- [53] ZHAO MY, CUI ZC, FU L, NDAYISENGA F, ZHOU DD. *Shewanella* drive Fe(III) reduction to promote electro-Fenton reactions and enhance Fe inner-cycle[J]. *ACS ES&T Water*, 2021, 1(3): 613-620.
- [54] KONDO K, OKAMOTO A, HASHIMOTO K, NAKAMURA R. Sulfur-mediated electron shuttling sustains microbial long-distance extracellular electron transfer with the aid of metallic iron sulfides[J]. *Langmuir*, 2015, 31(26): 7427-7434.
- [55] COSTA NL, HERMANN B, FOURMOND V, FAUSTINO MM, TEIXEIRA M, EINSLE O, PAQUETE CM, LOURO RO. How thermophilic gram-positive organisms perform extracellular electron transfer: characterization of the cell surface terminal reductase OcwA[J]. *mBio*, 2019, 10(4): e01210-19.
- [56] PAQUETE CM. Electroactivity across the cell wall of Gram-positive bacteria[J]. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 2020, 18: 3796-3802.
- [57] BAQUERO DP, CVIRKAITE-KRUPOVIC V, HU SS, FIELDS JL, LIU X, RENSING C, EGELMAN EH, KRUPOVIC M, WANG FB. Extracellular cytochrome nanowires appear to be ubiquitous in prokaryotes[J]. *Cell*, 2023, 186(13): 2853-2864.e8.
- [58] WANG FB, CRAIG L, LIU X, RENSING C, EGELMAN EH. Microbial nanowires: type IV pili or cytochrome filaments?[J]. *Trends in Microbiology*, 2023, 31(4): 384-392.
- [59] JIANG YG, SHI MM, SHI L. Molecular underpinnings for microbial extracellular electron transfer during biogeochemical cycling of earth elements[J]. *Science China Life Sciences*, 2019, 62(10): 1275-1286.
- [60] OUBOTER HT, MESMAN R, SLEUTELS T, POSTMA J, WISSINK M, JETTEN MSM, TER HEIJNE A, BERBEN T, WELTE CU. Mechanisms of extracellular electron transfer in anaerobic methanotrophic Archaea[J]. *Nature Communications*, 2024, 15: 1477.
- [61] JIANG S, LI HQ, ZHANG L, MU WP, ZHANG Y, CHEN TJ, WU JX, TANG HY, ZHENG SX, LIU YF,

- WU YX, LUO XT, XIE YB, REN J. Generic diagramming platform (GDP): a comprehensive database of high-quality biomedical graphics[J]. *Nucleic Acids Research*, 2025, 53(D1): D1670-D1676.
- [62] ASHRAF N, AHMAD F, LI DW, ZHOU RB, HE FL, YIN DC. Iron/iron oxide nanoparticles: advances in microbial fabrication, mechanism study, biomedical, and environmental applications[J]. *Critical Reviews in Microbiology*, 2019, 45(3): 278-300.
- [63] 王芙仙, 郑世玲, 邱浩, 曹长乾, 唐旭, 郝立凯, 刘芳华, 李金华. 铁还原细菌 *Shewanella oneidensis* MR-4 诱导水合氧化铁形成蓝铁矿的过程[J]. *微生物学报*, 2018, 58(4): 573-583.
- WANG FX, ZHENG SL, QIU H, CAO CQ, TANG X, HAO LK, LIU FH, LI JH. Ferrihydrite reduction and vivianite biomineralization mediated by iron reducing bacterium *Shewanella oneidensis* MR-4[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2018, 58(4): 573-583 (in Chinese).
- [64] BENZERARA K, MIOT J, MORIN G, ONA-NGUEMA G, SKOURI-PANET F, FÉRARD C. Significance, mechanisms and environmental implications of microbial biomineralization[J]. *Comptes Rendus Geoscience*, 2011, 343(2/3): 160-167.
- [65] DONG HL, HUANG LQ, ZHAO LD, ZENG Q, LIU XL, SHENG YZ, SHI L, WU G, JIANG HC, LI FR, ZHANG L, GUO DY, LI GY, HOU WG, CHEN HY. A critical review of mineral-microbe interaction and co-evolution: mechanisms and applications[J]. *National Science Review*, 2022, 9(10): nwac128.
- [66] LUSTERMANS JJM, BASU N, DIGEL L, AIYER K. Iron reduction under oxic conditions by *Microbacterium deferre* sp. nov. A1-JKT[J]. *Nature Communications*, 2025, 16: 6183.
- [67] ZHANG F, CHEN JW, LIU JJ, JIANG YK, WANG XL, GUO H, WANG CJ, LI XN, FENG Q, DENG SY, WANG B, SHE YH, UNIVERSITY Y. *In situ* production of microbial Fe nanoparticles for blockage removal and enhanced oil recovery[J]. *ACS Sustainable Chemistry & Engineering*, 2025, 13(8): 3097-3106.
- [68] WANG B, WANG SP, YAN HX, BAI YS, SHE YH, ZHANG F. Synthesis and enhanced oil recovery potential of the bio-nano-oil displacement system[J]. *ACS Omega*, 2023, 8(19): 17122-17133.
- [69] DONG H, YU L, XU T, LIU YL, FU J, HE YL, GAO J, WANG JQ, SUN SS, SHE YH, ZHANG F. Cultivation and biogeochemical analyses reveal insights into biomineralization caused by piezotolerant iron-reducing bacteria from petroleum reservoirs and their application in MEOR[J]. *Science of The Total Environment*, 2023, 903: 166465.
- [70] XIAO H, AMIR Z, MOHD JUNAIDI MU. Development of microbial consortium and its influencing factors for enhanced oil recovery after polymer flooding: a review[J]. *Processes*, 2023, 11(10): 2853.