

微生物の細胞外電子伝達

Microbial Extracellular Electron Transfer

井 上 謙 吾

KENGO INOUE

宮崎大学 IR 推進機構 〒 889-1692 宮崎県宮崎市清武町木原 5200

TEL: 0985-85-1843 FAX: 0985-85-1843

E-mail: kinoue@cc.miyazaki-u.ac.jp

Interdisciplinary Research Organization, University of Miyazaki
5200, Kihara, Kiyotake, Miyazaki, Miyazaki 889-1692, Japan

キーワード：鉄還元細菌，細胞外電子伝達，微生物燃料電池

Key words: Iron-reducing bacteria, Extracellular electron transfer

(原稿受付 2011年10月17日/原稿受理 2011年10月25日)

1. はじめに

鉄還元細菌は，土壌，海底，川底などに広く存在し，有機物をエネルギー源・電子供与体として異化を行う過程で生じる電子を3価の鉄イオンや不溶性の酸化鉄(III) (Fe_2O_3) に伝える(異化的鉄還元；図1)。鉄以外にもグラファイトやプラチナなどでできた電極への電子伝達も可能なため，微生物を使った燃料電池(微生物燃料電池；Microbial Fuel Cell)においても高い発電能力を有することが知られている。鉄還元細菌は地球の物質循環において重要な役割を果たしており，その進化的歴史は古く，酸素が大気中にほとんど存在しなかった生物誕生の初期から存在し，異化的鉄還元を行っていたと考えられている¹⁾。鉄還元細菌は，嫌気条件下で細胞外へ効率よく電子を伝達する能力において，他の微生物とは一線を画す。鉄還元細菌が単離されて以来，細胞外への電子伝達メカニズムの解明に向けた分子生物学・生化学・電気化学的アプローチから研究が行われ，最近では，金属や電極などの電子受容体への電子伝達のみならず，同種，異種の細菌同士での電子の授受が行われることも明らかになってきた。本稿では，鉄還元菌を中心とした細菌の細胞外電子伝達について，最新の情報を含めたこれまでの研究と応用技術について概説する。

2. 鉄還元菌の特性

我々ヒトは，有機物を摂取してエネルギーを得ており，その代謝の過程で生じる余剰の電子を酸素に渡すことで生活をしているといえる。つまり，食べ物が電子供与体，酸素が最終電子受容体となる。一方，鉄還元菌は嫌気的な環境下で有機物などを異化し同様にその過程では余剰の電子が生じるが，その電子を不溶性の鉄など，

細胞外の電子受容体へ伝えることができる(図1)。鉄を電子受容体として利用する呼吸形式は真正細菌に保存されており，水素を電子供与体として利用する超好熱菌などの古細菌においても見出されている²⁾。鉄還元細菌は電子供与体としてベンゼン，トルエン，フェノールなどの有害な芳香族化合物を利用することも知られており^{3,4)}，環境浄化への応用に向けた研究も行われている。鉄還元細菌の細胞外電子伝達についての研究は *Shewanella oneidensis* や *Geobacter sulfurreducens* を中心に先駆的な研究がなされてきた。これら鉄還元細菌は，鉄のみならず，バナジウム (V^{5+})，クロム (Cr^{6+})，コバルト (Co^{3+})，ヒ素 (As^{5+})，テクネチウム (Tc^{7+})，銀 (Ag^+)，セレン (Se^{6+})，金 (Au^{3+})，鉛 (Pb^{2+})，水銀 (Hg^{2+})，ウラン (U^{6+})，ネプチュニウム (Np^{5+})，プルトニウム (Pu^{4+}) など，多様な金属イオンに電子を渡すことができるため，有害な金属の物性を変化させることを利用した環境浄化への応用可能性も示されている⁵⁾。さらに，電子受容体として電極を与えると，電極への電子伝達を行うため発電ができる。これを利用したのが微生物燃料電池である(図2)⁶⁾。微生物燃料電池は，下水などの有機性廃液の処理と同時に発電も行えるため⁷⁾，その汎用な実用化に期待が寄せられている。*S. oneidensis* と *G. sulfurreducens* は微生物燃料電池で純粋培養できるため(特に *G. sulfurreducens* は高い発電能力を有する⁸⁾)，発電メカニズムの研究のモデル微生物として研究が進んでいる(詳細は次節)。*S. oneidensis*，*G. sulfurreducens* 両者とも全ゲノムが決定され^{9,10)}，遺伝子改変技術も確立されており，分子生物学的手法を中心に様々なアプローチから細胞外電子伝達の詳細について研究が行われてきた。

3. 細胞内から細胞外への電子伝達

鉄還元細菌の細胞外電子伝達を担う主な因子としてシトクロム *c*、電気伝導性ナノワイヤー、電子シャトル(メディエーターとも呼ばれる)などが挙げられる。*S. oneidensis* と *G. sulfurreducens* においてこれまでに明らかになっている知見に基づいた細胞外電子伝達モデルを図3に示した。有機物の分解からのエネルギー生産(異化)に伴い細胞内で生じる還元力は NADH の形で細胞膜周辺へ移動し、そこで NADH デヒドロゲナーゼによりキノンへ電子が伝達されることでキノールが生産される。キノールから取り出された電子は細胞内膜に局在する電子伝達タンパク質 (*S. oneidensis* では *CymA*¹¹⁾ からペリプラズム内のシトクロム *c* (*G. sulfurreducens* では *PpcA*¹²⁾, *S. oneidensis* では *MtrA*¹³⁾), 細胞外膜に局在するシトクロム *c* へと伝達された後、最終電子受容体へ伝えられる。*G. sulfurreducens* では *OmcB*¹⁴⁾, *OmcE*, *OmcS*¹⁵⁾ 及び *OmcZ*¹⁶⁾ が, *S. oneidensis* では, *OmcA*¹⁷⁾, *MtrC*¹⁸⁾, *MtrF*¹⁹⁾ が最終電子受容体への電子伝達を行うと考えられており、これらのシトクロム *c* は分子内に複数の *c* 型ヘムを持つ (*OmcB*: 12 個, *OmcE*: 4 個, *OmcS*: 6 個, *OmcZ*: 8 個, *OmcA*: 10 個, *MtrC*: 10 個, *MtrF*: 10 個)^{2,20)}。これにより、それぞれのタンパク質は比較的広い酸化還元域を有し、多様な電子受容体への電子伝達を可能にしていると考えられる。*S. oneidensis* における *MtrB* は β-バレルを持つ細胞外膜

タンパク質であり、ヘム *c* は持たないが, *MtrA*, *MtrB*, *MtrC* が複合体を形成し²¹⁾, *MtrB* の「さや」の中で *MtrA* と *MtrC* が相互作用して電子を伝達している可能性が示されている²²⁾。さらに, *OmcA*, *MtrC* は細胞外にも局在することが示されている²³⁾。*G. sulfurreducens* では、電子受容体によって主に働く細胞外膜シトクロムを使い分けており、酸化鉄の還元には *OmcS* を、微生物燃料電池内の電極には *OmcZ* が主に働く細胞外膜シトクロムとなる。微生物燃料電池において高効率な発電に必須な *OmcZ* は、細胞外へ分泌されて細胞外マトリクスに局在し、発電中はアノード表面に高密度で存在する²⁴⁾。

これまでの研究から図3に示してあるタンパク質それぞれが細胞外電子伝達において重要な役割を果たすことが示されてきたが、これらが「役者」の全てであるとは言いきれない。タンパク質間及びナノワイヤー-タンパク質間の直接的な相互作用を実験的に証明した例は極めて少ないのが現状である。

鉄還元細菌の細胞外への電子伝達に重要なもう一つの因子である電気伝導性ナノワイヤーは線毛のような構造物で、新規な生物由来のナノマテリアルとしての応用も期待されている^{25,26)}。細胞外電子受容体への電子伝達にはナノワイヤーだけでなく、細胞外に分泌された *c* 型シトクロムと協調的に電子伝達を行なっていると考えられている。*G. sulfurreducens* では, *OmcS* がナノワイヤーに沿って局在することが明らかになっており²⁷⁾, さらに微生物燃料電池内のアノード電極に形成されるバイオフィルムの電気化学的・物理化学的解析からバイオフィルそのものが金属に似た性質を持つことが示されている²⁸⁾。*S. oneidensis* では, *OmcA* 破壊株、及び, *MtrC* 破壊株が生産するナノワイヤーは電気伝導性を示さないことが明らかになっている²⁹⁾。*G. sulfurreducens* の電気伝導性ナノワイヤーは状況証拠的に *PilA* というタンパク質で構成されていると考えられている。しかし、現在までのところ電気伝導性ナノワイヤーがどのような物質から構成されているかを決定的に明らかにした報告例はまだなく、これからの研究成果が待たれるところである。

S. oneidensis はシトクロム *c*、ナノワイヤー以外にも、フラビン類を生産・分泌し、電子伝達仲介物質(メ

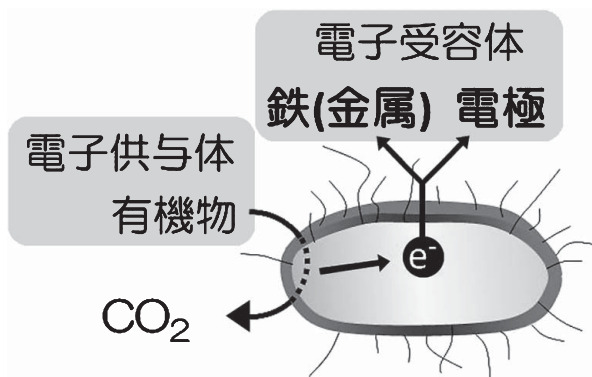


図1. 鉄還元細菌の呼吸(異化的鉄還元)。

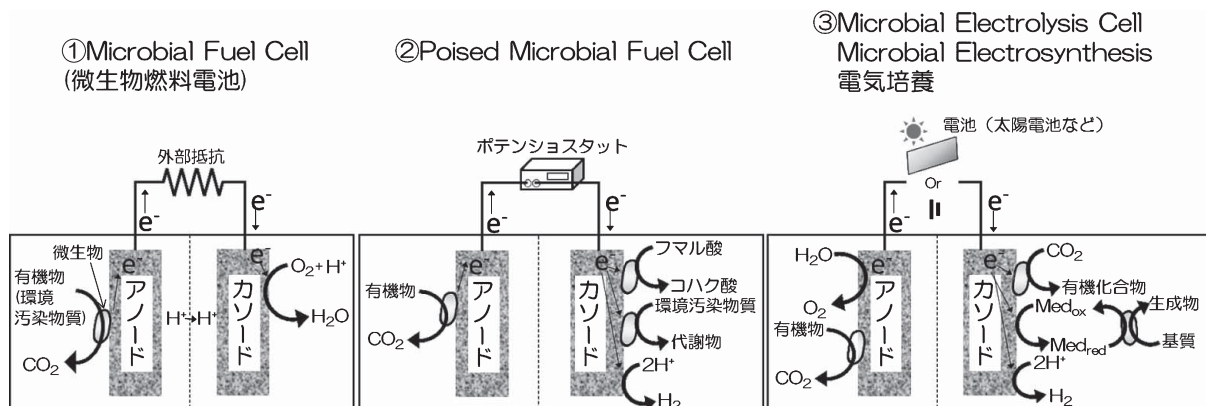


図2. 微生物-電極間電子伝達を利用した技術。

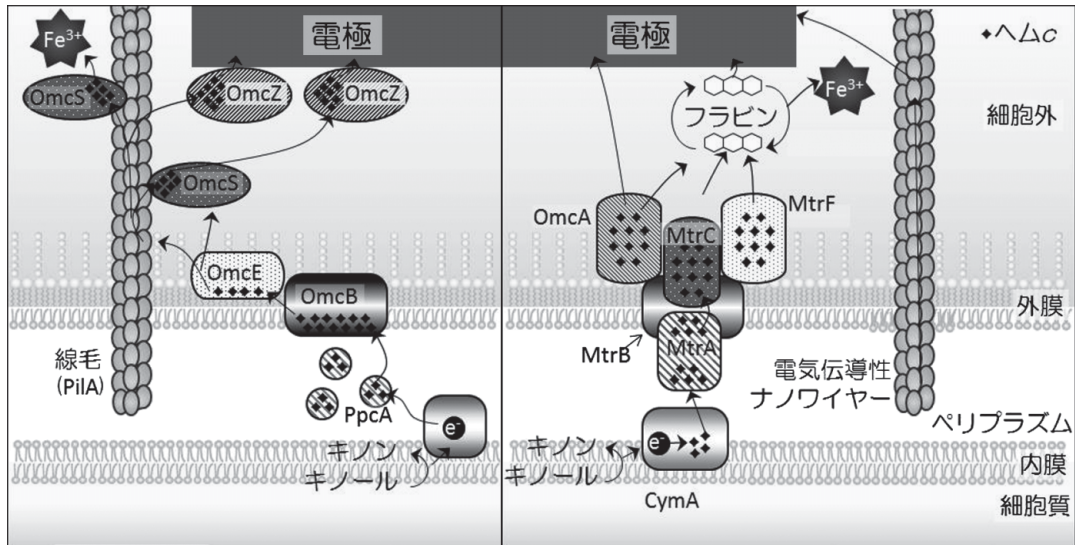


図3. *Geobacter sulfurreducens* (左) と *Shewanella oneidensis* (右) における予想細胞外電子伝達モデル。

ディエーター、電子シャトル) として利用することで電子受容体へ電子を伝達することが知られているが³⁰⁾, *G. sulfurreducens* はメディエーターを生産しない(図3)。電子シャトルは微生物と最終電子受容体の間を行き来して微生物から電子受容体への電子の授受を仲介する物質である。自然界では腐食酸などの物質を電子シャトルとして不溶性の酸化鉄の還元を利用することが見出されているが、微生物自体が電子シャトルを生産することも知られており、フラビン、フェナジン、キノン、メラニンなどの物質が利用される³¹⁾。電子シャトルを利用すれば、物理的に離れていても電子シャトルを介して電子受容体への電子移動が可能である。

微生物燃料電池での発電において、アノード電極表面のバイオフィルムの形成は重要であるため、バイオフィルムから電極への電子伝達、及び、バイオフィルム内での電子伝達メカニズムの解明も試みられている。*G. sulfurreducens* のバイオフィルムは電気伝導性を有し、金属のように温度依存的に電気伝導度が変化することが示されている²⁸⁾。

これまで明らかにされてきた知見に基づいたモデルとして、*G. sulfurreducens* においては細胞—細胞間の長距離の電子移動には PilA と OmcS で構成される電気伝導性ナノワイヤーが、バイオフィルムから電極への電子移動には OmcZ を中心としたシトクロム *c* が関与すると考えられている(図4)。

ここで示した微生物燃料電池のアノード反応は電極が電子受容体となるが、*G. sulfurreducens* においては微生物燃料電池の外部抵抗を取り付けず、その代わりにポテンショスタットを用いて電極に電圧を印加することで、電極が電子供与体、フマル酸を電子受容体とした反応が進むことが知られている(図2)³²⁾。電極から電子を受け取る場合(電極が電子供与体)と電極へ電子を渡す場合(電極が電子受容体)との遺伝子発現パターンを網羅的解析により細胞外電子伝達に関わる遺伝子は異なり、電極から電子を受け取るには OmcZ は必要なく、別のシトクロム *c* が必須であることが明らかになってい

る³³⁾。この結果は電子を放出する場合と受け取る場合では、その電子伝達に関わる因子は大きく異なる可能性を示している。

4. 微生物間電子伝達

上記の微生物燃料電池内で形成されるバイオフィルムにおいて、個体間での電子の授受が行われることが示されている。最近の研究では、*G. sulfurreducens* と *Geobacter metallireducens* 間つまり異種微生物間において電子伝達が行われ、その電子伝達により共代謝が成立することが明らかになっている³⁴⁾。この細菌間電子伝達には、上記 OmcS 及び PilA (共に *G. sulfurreducens* 由来) が必須であることも示されている。さらに別の例として、メタン醗酵槽内のフロックも電気伝導性を有し、微生物間で直接的な電子伝達が行われていることを示した研究報告例もあり³⁵⁾、異種・同種微生物間の直接的な電子の授受は自然界では広く日常的に行われている現象である可能性が考えられる。

5. 微生物—電極間電子伝達を利用した技術

微生物と電極間の電子移動は、微生物燃料電池以外にも様々な技術への応用が可能である(図2)。微生物燃料電池と同じシステムの場合には発電だけでなく、それと同時にアノード側で芳香族炭化水素³⁶⁾、1,2-ジクロロエタン³⁷⁾、ピリジン³⁸⁾、フェノール³⁹⁾などを電子供与体とすることで環境汚染物質の浄化技術としても利用可能であることが示されている。カソード側では、過塩素酸の除去⁴⁰⁾や脱窒素⁴¹⁾、電圧を印加することで4-クロロエタン、2-クロロフェノールの脱塩素化^{42,43)}やウランの不溶化⁴⁴⁾が可能であることも示されている。同様のシステム、すなわち、微生物燃料電池のカソードに電圧を印加することで水素を生産させる技術も報告されている⁴⁵⁾。

電極から微生物への電子移動を利用した技術としては、

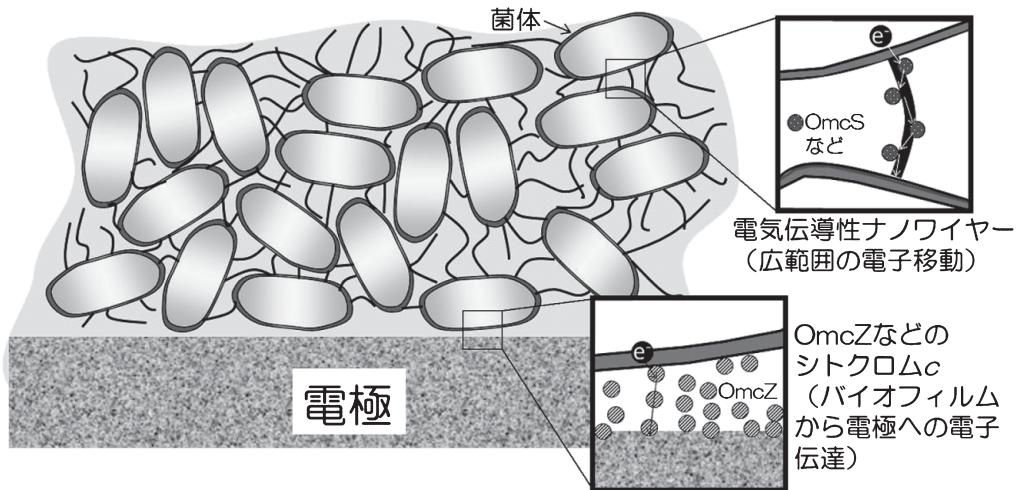


図4. 微生物燃料電池内の電極に形成されるバイオフィームの電子伝達。

microbial electrolysis cell⁴⁶⁾, microbial electrosynthesis⁴⁷⁾, bioelectrochemical reactor (電気培養)^{48,49)}, 古くは electro-fermentation⁵⁰⁾ などと呼ばれ, 精力的な研究が行われている (図2)^{51,52)}。これらのシステムでは, (太陽)電池などにより人為的に電子を微生物に供給することで水素を発生させることや微生物に電子を利用した代謝を行わせて二酸化炭素などから有用な多炭素有機化合物を合成させることなどができる。バイオ燃料の生産技術としてだけでなく, 微生物の新機能開発 (新しい有機化合物の合成経路など) につながる技術としても注目を集めている。

6. おわりに

地殻中に存在する元素のうち鉄は四番目に多く, 物質循環という観点から鉄還元菌の研究は地質学や微生物生態学的見地から重要である。また, 鉄還元菌が持つユニークな能力は生物学的にも興味深く, 電極と微生物の細胞外電子伝達の研究となると電気化学分野の研究者にとっても魅力的な研究対象である。さらにこれらの基礎的知見に基づいた環境浄化やバイオマスエネルギー技術に関しては環境工学分野の研究への発展性を有する。今後の当該研究の発展のためにも微生物学, 電気化学, 環境工学などの各専門家同士の連携が必須であることは明白である。ここで紹介した微生物の細胞外電子移動は, 現在までのところ最も先駆的な研究がなされてきた例になるので, 応用技術においても重要性が高いと考えられる。しかし, 用いるシステムや微生物の違いによって細胞外電子移動様式が異なり, その研究の中で全く新しい電子伝達様式が見出される可能性も考えられる。今後はここで紹介したものよりもはるかに多くの基礎的知見が蓄積することは確実であるが, 将来はそれに基づいて最適化された微生物あるいは合成生物, 生物材料とそれぞれに対応した装置によって高効率なエネルギー生産や物質変換が行われ, 人類の生活を支えることになるかもしれない。

文 献

- 1) Vargas, M., K. Kashefi, E.L. Blunt-Harris, and D.R. Lovley. 1998. Microbiological evidence for Fe (III) reduction on early Earth. *Nature* 395: 65–67.
- 2) Weber, K.A., L.A. Achenbach, and J.D. Coates. 2006. Microorganisms pumping iron: anaerobic microbial iron oxidation and reduction. *Nat. Rev. Microbiol.* 4: 752–764.
- 3) Lovley, D.R. 1994. Stimulated anoxic biodegradation of aromatic hydrocarbons using Fe (III) ligands. *Nature* 370: 128–131.
- 4) Kunapuli, U., T. Lueders, and R.U. Meckenstock. 2007. The use of stable isotope probing to identify key iron-reducing microorganisms involved in anaerobic benzene degradation. *ISME J.* 1: 643–653.
- 5) Lovley, D.R. 2003. Cleaning up with genomics: applying molecular biology to bioremediation. *Nat. Rev. Microbiol.* 1: 35–44.
- 6) Logan, B.E. 2008. *Microbial fuel cells*, John Wiley & Sons, Inc., New York. NY.
- 7) Ramnarayanan, R. and B.E. Logan. 2004. Production of electricity during wastewater treatment using a single chamber microbial fuel cell. *Environ. Sci. Technol.* 38: 2281–2285.
- 8) Nevin, K.P., H. Richter, S.F. Covalla, J.P. Johnson, T.L. Woodard, A.L. Orloff, H. Jia, M. Zhang, and D.R. Lovley. 2008. Power output and coulombic efficiencies from biofilms of *Geobacter sulfurreducens* comparable to mixed community microbial fuel cells. *Environ. Microbiol.* 10: 2505–2514.
- 9) Heidelberg, J.F. *et al.* 2002. Genome sequence of the dissimilatory metal ion-reducing bacterium *Shewanella oneidensis*. *Nat. Biotechnol.* 20: 1118–1123.
- 10) Methé, B.A. *et al.* 2003. Genome of *Geobacter sulfurreducens*: Metal Reduction in subsurface environments. *Science* 302: 1967–1969.
- 11) Myers, J.M. and C.R. Myers. 2000. Role of the tetraheme cytochrome CymA in anaerobic electron transport in cells of *Shewanella putrefaciens* MR-1 with normal levels of menaquinone. *J. Bacteriol.* 182: 67–75.
- 12) Lloyd, J.R., C. Leang, A.L. Hodges Myerson, M.V. Coppi, S. Cui, B. Methe, S.J. Sandler, and D.R. Lovley. 2003. Biochemical and genetic characterization of PpcA, a periplasmic c-type cytochrome in *Geobacter sulfurreducens*. *Biochem. J.* 369: 153–161.
- 13) Pitts, K.E., P.S. Dobbin, F. Reyes-Ramirez, A.J. Thomson, D.J. Richardson, and H.E. Seward. 2003. Characterization of the *Shewanella oneidensis* MR-1 decaheme cytochrome MtrA. *J. Biol. Chem.* 278: 27758–27765.
- 14) Leang, C., M.V. Coppi, and D.R. Lovley. 2003. OmcB, a c-type polyheme cytochrome, involved in Fe (III) reduction

- in *Geobacter sulfurreducens*. J. Bacteriol. 185: 2096–2103.
- 15) Mehta, T., M.V. Coppi, S.E. Childers, and D.R. Lovley. 2005. Outer membrane *c*-type cytochromes required for Fe (III) and Mn (IV) oxide reduction in *Geobacter sulfurreducens*. Appl. Environ. Microbiol. 71: 8634–8641.
 - 16) Inoue, K., X. Qian, L. Morgado, B.-C. Kim, T. Mester, M. Izallalen, C.A. Salgueiro, and D.R. Lovley. 2010. Purification and characterization of OmcZ, an outer-surface, octaheme *c*-type cytochrome essential for optimal current production by *Geobacter sulfurreducens*. Appl. Environ. Microbiol. 76: 3999–4007.
 - 17) Myers, J.M. and C.R. Myers. 2001. Role for outer membrane cytochromes OmcA and OmcB of *Shewanella oneidensis* MR-1 in reduction of manganese dioxide. Appl. Environ. Microbiol. 67: 260–269.
 - 18) Beliaev, A.S., D.A. Saffarini, J.L. McLaughlin, and D. Hunnicutt. 2001. MtrC, an outer membrane decaheme *c* cytochrome required for metal reduction in *Shewanella putrefaciens* MR-1. Mol. Microbiol. 39: 722–730.
 - 19) Coursolle, D. and J.A. Gralnick. 2010. Modularity of the Mtr respiratory pathway of *Shewanella oneidensis* strain MR-1. Mol. Microbiol. 77: 995–1008.
 - 20) Fredrickson, J.K. *et al.* 2008. Towards environmental systems biology of *Shewanella*. Nat. Rev. Microbiol. 6: 592–603.
 - 21) Ross, D.E., S.S. Ruebush, S.L. Brantley, R.S. Hartshorne, T.A. Clarke, D.J. Richardson, and M. Tien. 2007. Characterization of protein-protein interactions involved in iron reduction by *Shewanella oneidensis* MR-1. Appl. Environ. Microbiol. 73: 5797–5808.
 - 22) Hartshorne, R.S. *et al.*, 2009. Characterization of an electron conduit between bacteria and the extracellular environment. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 106: 22169–22174.
 - 23) Marshall, M. *et al.* 2006. *c*-Type cytochrome-dependent formation of U (IV) nanoparticles by *Shewanella oneidensis*. PLoS Biol. 4:e268.
 - 24) Inoue, K., C. Leang, A.E. Franks, T.L. Woodard, K.P. Nevin, and D.R. Lovley. 2011. Specific localization of the *c*-type cytochrome OmcZ at the anode surface in current-producing biofilms of *Geobacter sulfurreducens*. Environ. Microbiol. Rep. 3: 211–217.
 - 25) Reguera, G., K.D. McCarthy, T. Mehta, J.S. Nicoll, M.T. Touminen, and D.R. Lovley. 2005. Extracellular electron transfer via microbial nanowires. Nature 435: 1098–1101.
 - 26) Gorby, Y.A. *et al.* 2006. Electrically conductive bacterial nanowires produced by *Shewanella oneidensis* strain MR-1 and other microorganisms. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 103: 11358–11363.
 - 27) Leang, C., X. Qian, T. Mester, and D.R. Lovley. 2010. Alignment of the *c*-type cytochrome OmcS along pili of *Geobacter sulfurreducens*. Appl. Environ. Microbiol. 76: 4080–4084.
 - 28) Malvankar, N.S. *et al.* 2011. Tunable metallic-like conductivity in microbial nanowire networks. Nat. Nanotechnol. 6: 573–579.
 - 29) El-Naggar, M.Y., G. Wanger, K.M. Leung, T.D. Yuzvinsky, G. Southam, J. Yang, W.M. Lau, K.H. Nealson, and Y.A. Gorby. 2010. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 107: 18127–18131.
 - 30) Marsili, E., D.B. Baron, I.D. Shikhare, D. Coursolle, J.A. Gralnick, and D.R. Bond. 2008. *Shewanella* secretes flavins that mediate extracellular electron transfer. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 105: 3968–3973.
 - 31) Watanabe, K., M. Manefield, M. Lee, and A. Kouzuma. 2009. Electron shuttles in biotechnology. Curr. Opin. Biotechnol. 20: 633–641.
 - 32) Gregory, K.B., D.R. Bond, and D.R. Lovley. 2004. Graphite electrodes as electron donors for anaerobic respiration. Environ. Microbiol. 6: 596–604.
 - 33) Strycharz, S.M., R.H. Glaven, M.V. Coppi, S.M. Gannon, L.A. Perpetua, A. Liu, K.P. Nevin, and D.R. Lovley. 2011. Gene expression and deletion analysis of mechanisms for electron transfer from electrodes to *Geobacter sulfurreducens*. Bioelectrochemistry 80: 142–150.
 - 34) Summers, Z.M., H.E. Fogarty, C. Leang, A.E. Franks, N.S. Malvankar, and D.R. Lovley. 2010. Direct exchange of electrons within aggregates of an evolved syntrophic coculture of anaerobic bacteria. Science 330: 1413–1415.
 - 35) Morita, M., N.S. Malvankar, A.E. Franks, Z.M. Summers, L. Giloteaux, A.E. Rotaru, C. Rotaru, and D.R. Lovley. 2011. Potential for direct interspecies electron transfer in methanogenic wastewater digester aggregates. mBio 2:e00159–11.
 - 36) Zhang, T., S.M. Gannon, K.P. Nevin, A.E. Franks, and D.R. Lovley. 2010. Stimulating the anaerobic degradation of aromatic hydrocarbons in contaminated sediments by providing an electrode as the electron acceptor. Environ. Microbiol. 12: 1011–1020.
 - 37) Pham, H., N. Boon, M. Marzorati, and W. Verstraete. 2009. Enhanced removal of 1,2-dichloroethane by anodophilic microbial consortia. Water Res. 43: 2936–2946.
 - 38) Zhang, C., M. Li, G. Liu, H. Luo, and R. Zhange. 2009. Pyridine degradation in the microbial fuel cells. J. Hazard. Mater. 172: 465–471.
 - 39) Luo, H., G. Liu, R. Zhang, and S. Jin. 2009. Phenol degradation in microbial fuel cells. Chem. Eng. J. 147: 259–264.
 - 40) Butler, C.S., P. Clauwaert, S.J. Green, W. Verstraete, and R. Nerenberg. 2010. Bioelectrochemical perchlorate reduction in a microbial fuel cell. Environ. Sci. Technol. 44: 4685–4691.
 - 41) Clauwaert, P., K. Rabaey, P. Aelterman, L. de Schampelaire, T.H. Pham, N. Boon, and W. Verstraete. 2007. Biological denitrification in microbial fuel cells. Environ. Sci. Technol. 41: 3354–3360.
 - 42) Strycharz, S.M., T.L. Woodard, J.P. Johnson, K.P. Nevin, R.A. Sanford, F.E. Löffler, and D.R. Lovley. 2008. Graphite electrode as a sole electron donor for reductive dechlorination of tetrachloroethene by *Geobacter lovleyi*. Appl. Environ. Microbiol. 74: 5943–5947.
 - 43) Strycharz, S.M., S.M. Gannon, A.R. Boles, A.E. Franks, K.P. Nevin, D.R. Lovley. 2010. Reductive dechlorination of 2-chlorophenol by *Anaeromyxobacter dehalogenans* with an electrode serving as the electron donor. Environ. Microbiol. Rep. 2: 289–294.
 - 44) Gregory, K.B. and D.R. Lovley. 2005. Remediation and recovery of uranium from contaminated subsurface environments with electrodes. Environ. Sci. Technol. 39: 8943–8947.
 - 45) Cheng, S. and B.E. Logan. 2007. Sustainable and efficient biohydrogen production via electrohydrogenesis. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 104: 18871–18873.
 - 46) Call, D. and B.E. Logan. 2008. Hydrogen production in a single chamber microbial electrolysis cell lacking a membrane. Environ. Sci. Technol. 42: 3401–3406.
 - 47) Nevin, K.P., T.L. Woodard, A.E. Franks, Z.M. Summers, and D.R. Lovley. 2010. Microbial electrosynthesis: feeding microbes electricity to convert carbon dioxide and water to multicarbon extracellular organic compounds. mBio 1:e00103–10.
 - 48) Sasaki, K., M. Morita, D. Sasaki, S. Hirano, N. Matsumoto, A. Watanabe, N. Ohmura, and Y. Igarashi. 2011. A bioelectrochemical reactor containing carbon fiber textiles enables efficient methane fermentation from garbage slurry. Bioresour. Technol. 102: 6837–6842.
 - 49) 松本伯夫. 2011. 電気培養による新規発酵技術創出の可能性. 生物工学会誌. 89: 299–301.
 - 50) Hongo, M. and M. Iwahara. 1979. Application of electroenergizing method to L-Glutamic acid fermentation. Agric. Biol. Chem. 43: 2075–2081.
 - 51) Thrash, J.C. and J.D. Coates. 2008. Review: direct and indirect electrical stimulation of microbial metabolism. Environ. Sci. Technol. 42: 3921–3931.
 - 52) Rabaey, K. and R.A. Rozendal. 2010. Microbial electrosynthesis—revisiting the electrical route for microbial production. Nat. Rev. Microbiol. 8: 706–716.