

与环境污染物转化相关的细菌厌氧呼吸研究动态*

洪义国^{1, 2, 3, 4} 郭俊² 许志诚² 岑英华² 孙国萍^{2**}

(¹中国科学院华南植物园 广州 510650)

(²广东省微生物研究所, ³广东省菌种保藏与应用重点实验室 广州 510070)

(⁴中国科学院研究生院 北京 100039)

摘要 基于细菌呼吸理论为基础的环境有毒物质降解为环境污染治理提供了新的策略和方法,是近年来研究的热点问题.细菌呼吸是自然界中一个最基本、最重要的生物代谢过程,具有很大的灵活性和多样性,且与生态环境密切相关.在厌氧条件下,细菌利用环境中多种有毒物质作为呼吸链末端电子受体进行厌氧呼吸,在有毒物质被还原甚至降解的同时实现电子在呼吸链上的传递,形成跨膜的质子浓度电势梯度,进而转化为其生长代谢所需的能量.细菌以环境有毒物质为电子受体的厌氧呼吸不断被发现,这对于深入理解细菌呼吸的本质具有重要的理论意义,同时对于有毒物质的降解及元素的生物地球化学循环具重要的环境学意义,对于提高对地球表面有毒物质污染生物修复策略的认识具有重要的现实意义.图1 表1 参45

关键词 细菌;厌氧呼吸;环境有毒物质;末端电子受体(TEA)

CLC X172 : Q939.105

Bacterial Anaerobic Respirations Related to Anaerobic Biotransformation of Priority Pollutants*

HONG Yiguo^{1, 2, 3, 4}, GUO Jun², XU Zhicheng², CEN Yinghua² & SUN Guoping^{2**}

(¹ South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

(² Guangdong Institute of Microbiology, Guangzhou 510070, China)

(³ Guangdong Provincial Key Laboratory of Microbial Culture Collection and Application, Guangzhou 510070, China)

(⁴ Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract Degradation of the noxious substances based on the theory of bacterial respiration provides new ideas and ways for controlling and remedying environmental pollutants, so this research has become a hot issue recently. Bacterial anaerobic respirations are essential metabolic processes with the characteristics of flexibility and diversity, and closely related to the ecological environment. Under anaerobic condition, bacteria could respire with diverse noxious substances as terminal electronic acceptor. Electrons were transferred in the electron transport chain from electron donor to electron acceptor and formed trans-member proton concentration gradient, and were furthermore conserved into energy for metabolism. Many novel forms of anaerobic respirations have been and will be continuously discovered. These new discoveries have important environmental and biotechnological effects because these biochemical reactions have impacts on the degradation of the noxious substances and the cycling of organic carbon, as well as many inorganic compounds. Furthermore, bacterial anaerobic respirations increasingly become recognized as strategy for the remediation of environments contaminated with some priority pollutants. Fig 1, Tab 1, Ref 45

Keywords anaerobic respiration; bacterium; priority pollutants; terminal electronic acceptor (TEA)

CLC X172 : Q939.105

在过去的几十年里,化学工业的发展导致产生了多种环境污染,其中很多都是作为化学合成的中间物,例如冷却剂、溶剂、杀虫剂等.这些物质绝大多数为人工合成物质,因此难于生物降解.这不但严重破坏了自然生态平衡,而且对人类的健康

构成巨大威胁,因此其处理成为人们普遍关注和亟待解决的热点问题.近年来的研究成果表明,有些有毒物质可以作为细菌厌氧呼吸的末端电子受体,从呼吸链上接受电子而被还原.这些发现为人们进行环境污染的治理和修复提供了新的思路,即以细菌厌氧呼吸这一基本概念为基础的环境有毒物质的降解.目前这一研究领域取得了重要进展,本文从细菌生理学、生态学及环境学相结合的角度,并结合本实验室的研究工作,论述与环境相关的新型细菌厌氧呼吸研究动态,并对未来的研究方向做出展望.

1 细菌厌氧呼吸本质

厌氧呼吸是一类呼吸链末端电子受体为无机氧化物或有

收稿日期: 2005-10-12 接受日期: 2006-01-09

* 国家"863 计划"(2001AA214111),广东省自然科学基金重点项目(05100365),广东省自然科学基金团队项目(015017),广东省科技攻关项目(2002C31605)和广东省自然科学基金项目(032319)

Supported by the "863" Project of China, the Natural Science Foundation of Guangdong and the Key Project of the Provincial Science and Technology Department of Guangdong, China

** 通讯作者 Corresponding author (E-mail: guopingsun@163.com)

机氧化物的生物氧化,这是一类在无氧或低氧条件下进行的产能效率较低的呼吸形式. 厌氧呼吸的一般过程(图1): 1) 电子供体在特异性酶的作用下被氧化脱下电子,电子沿电子传递链按电势由低到高传递,最后交给电子受体; 2) 在电子传递过程中,偶联 H^+ 由细菌胞质向胞外运输,形成跨膜的 H^+ 浓度电势梯度,把化学能转化为电势能; 3) H^+ 顺着浓度电势梯度,通过菌体膜上的 F_0F_1 ATP 酶分子上的特殊通道流回细菌胞质,这个过程释放出的自由能偶联 ATP 的合成. 硝酸盐呼吸(nitrate respiration)、硫酸盐呼吸(sulfate respiration)、硫呼吸(sulphur respiration)、铁呼吸(iron respiration)、碳酸盐呼吸(carbonate respiration)以及延胡索酸呼吸(fumarate respiration),这是目前研究较清楚的几种细菌厌氧呼吸方式.

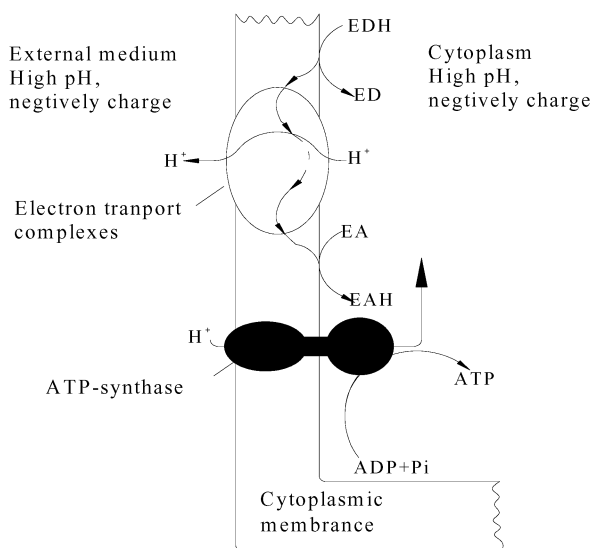


图1 细菌厌氧呼吸的电子转运模型

Fig. 1 A proposed model that depicts a possible electron transport pathway of bacterial anaerobic respiration

EDH, reduced electron donor; ED, oxidized electron donor; EA, oxidized electron acceptor; EAH, reduced electron acceptor

细菌通常能利用多种末端电子受体进行厌氧呼吸,具有呼吸的多样性. 在细菌的进化过程中,不同的细菌适应不同的环境而具有不同的厌氧呼吸方式. 但是作者认为,细菌以哪种物质作为末端电子受体并不是绝对的,只要细菌能够通过电子传递链把电子传给某种物质并且偶联能量的生成,这种厌氧呼吸就成立了,细菌就获得了生机.

另外,细菌以哪种物质为末端电子受体进行呼吸,是与其所处的环境密切相关的,随着环境条件的变化,细菌也在改变其呼吸的方式,以适应变化的环境,细菌呼吸具有很大的多样性和灵活性^[1]. 细菌呼吸对环境的快速适应是通过环境诱导细菌的基因表达来实现的.

在无氧呼吸中,其末端电子受体比 O_2 有较低的正氧化还原电势,所以在电子供体与受体之间的电势差较小. 能量的产生是与供体与受体之间的电势差直接相关的,因此与有氧呼吸相比,无氧呼吸合成 ATP 的效率较低. 然而,无氧呼吸对细菌的生长和代谢是非常重要的,不但因为它比发酵产能具有更高的效率,而且在缺 O_2 时,可以通过电子传递与氧化磷酸化相偶联的方式合成 ATP 获得能量.

2 与环境相关细菌厌氧呼吸研究最新动态

近年来,发现多种环境有毒物质可以作为细菌呼吸链末端的电子受体支持细菌的呼吸而获得新陈代谢所需要的能量. 这些新发现的细菌呼吸主要有腐殖质呼吸(humics respiration)、有机碘酸盐呼吸(sulfonates respiration)、脱卤呼吸(dehalo respiration)、无机金属复合物呼吸等. 这些开创性的研究成果,大都发表在国际权威杂志 *Science* 和 *Nature* 上,提出并建立了多个新概念,为环境污染的修复提供了新思维和新方向.

2.1 腐殖质呼吸(Humics respiration)

腐殖质是生物圈中一类含量丰富的有机物,主要由植物组织沉积物厌氧分解形成. 腐殖质是长期生物降解的残渣,其最大的特点是难于进一步生物降解,在环境中能存留 500 a 以上.

Lovley^[2] 最先提出了腐殖质呼吸的概念. 他们以 *Geobacter metallireducens* 和 *Shewanella alga* 为研究对象,发现这两株菌都能够以腐殖质和 AQDS (anthraquinone-2,6-disulfonate) 为唯一电子受体氧化多种有机物或氢并支持菌体的生长. 大量证据表明,在腐殖质呼吸中,主要是一些醌类物质(quinone moieties)起到电子受体的作用,因此腐殖质呼吸又叫做醌呼吸(quinone respiration). 目前,在有机物含量丰富的沉积物、污染的土壤以及废水处理厂的活性污泥中发现了多种细菌具有腐殖质呼吸的能力,主要包括 Fe (III) 还原菌(如 *Geobacter* spp.)^[2-4], 硝酸还原菌(如 *Shewanella putrefaciens*)^[3], 硫还原菌(如 *Desulfuromonas* spp.)^[5], 发酵细菌(如 *Propionibacterium freudenreichii*)^[6], 嗜热产甲烷古细菌(*Methanococcus thermolithotrophicus*)^[7]. 在多种厌氧环境中都存在腐殖质还原菌,说明腐殖质还原的普遍性. 而且有人报道了嗜热菌 *Pyrobaculum islandicum* 也能够还原腐殖质. 因为 *P. islandicum* 是与现存生物最早祖先亲缘关系最近的生物,推断最早的共同祖先具有醌呼吸的能力^[7].

在厌氧条件下,腐殖质作为末端电子受体支持多种有机物的氧化. 绝大多数的腐殖质还原菌,包括硫还原细菌 *Desulfovibrio* G11, 脱卤呼吸细菌 *Desulfitobacterium* PCE1 和 *D. dehalogenans*, 嗜氢产甲烷菌 *Methanospirillum hungatei* 能氧化氢气偶联腐殖质或腐殖质的类似物 AQDS 还原. 只有具 Fe (III) 还原能力的地细菌科(*Geobacteraceae*)的成员能氧化乙酸盐偶联腐殖质还原^[2, 4, 8, 9]. 对醌呼吸细菌的估价表明,醌呼吸细菌比产甲烷菌更优先利用一些简单有机物,例如乙酸盐、乳酸盐、氢气等. 脱卤呼吸细菌能够在有腐殖质的环境中生长,表明腐殖质可能是这些细菌的天然电子受体,环境中的这些卤化物和亚硫酸盐并不是细菌所依赖的^[10, 11].

另外腐殖质和 AQDS 除了可以作为末端电子受体,还能以氧化还原中间体的形式在菌体与 Fe (III) 氧化物之间运输电子,促进 Fe (III) 还原^[2]. 现在普遍认为,腐殖质和 AQDS 作为氧化还原中间体能完成对多种末端电子受体的电子转运. Newman^[11] 的实验表明, *Shewanella putrefaciens* 的腐殖质呼吸和 AQDS 呼吸有共同的生物化学基础,而且一个非蛋白的类似醌的小分子复合物分泌到培养基中作为电子穿梭体参与由菌体细胞到腐殖质呼吸或 AQDS 之间的电子转运. 有关腐殖质呼

吸的电子传递链,有待更深入的研究.

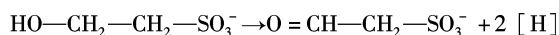
2.2 有机磺酸盐呼吸(Sulfonates respiration)

有机磺酸盐(sulfonates)是一类重要的天然和人造有机硫化物.在这类化合物中,+5价的硫原子与氧原子共价结合.天然的有机磺酸盐包括细菌的磺酸脂(sulfonolipids)、产甲烷古细菌的辅酶M(coenzyme M)、光合细菌的磺化喹啉甘油二酯(sulfoquinovosyl diglyceride)、鲑鱼轴突 isethionate (2-hydroxyethanesulfonate)、脊椎动物心肌牛磺酸(taurine).在森林土壤和海洋沉积物中已发现有有机磺酸盐的存在,有关这类化合物的精确的化学结构还不十分清楚.

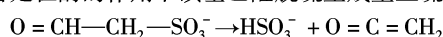
Lie 等^[12]首次报道了3个硫酸盐还原菌株(SRB)能够还原 cysteate 和/或 isethionate.其中纯培养菌株 *Desulfovibrio* IC1 能够还原 isethionate 和其它有机磺酸盐支持其厌氧生长,同时还原后的磺酸盐留下的碳骨架可以继续作为电子供体还原亚硫酸盐,因此提出了有机磺酸盐呼吸的概念. Laue 的研究表明, *Bilophila wadsworthia* RZATAU 能够利用牛磺酸作为 TEA 生长.当 isethionate, cysteate 和 taurine 被还原,它们的减少与细菌生长量的增加相对应,同时观察到 isethionate, cysteate and taurine 的还原产物也相应增加^[13].另外,厌氧菌 *Wolinella succinogenes* 和 *Desulfovibrio desulfuricans* PA2805 能够以甲酸钠或氢气为电子供体还原 DMSO (dimethylsulphoxide). 2-(heptyl)-4-hydroxyquinoline N-oxide 能抑制 DMSO 呼吸,表明甲基萘醌(menaquinone)参与了 DMSO 呼吸^[14].一个反硝化球形假单胞菌(*Rhodobacter sphaeroide* f. sp. denitrificans) *dmsR* 缺陷型菌株,不能合成 DMSO 还原酶,表明在厌氧生长条件下, *dmsR* 的产物是作为正调节物促进 DMSO 还原酶基因 *dmsCBA* 的表达^[15].

有关有机磺酸盐的还原代谢途径,目前有两个假说^[12]:

1) isethionate 氧化生成磺基乙醛:



接着是在酶的作用下磺基乙醛脱硫生成重亚硫酸盐和乙烯酮:



2) 第二个途径是从切割 isethionate 的 C—S 键开始,释放出亚硫酸盐和乙醇:



这两种假说,有相同化学量的产物亚硫酸盐和乙酸盐.

2.3 脱卤呼吸(Dehalorespiration)

多种直链和芳香族氯化物都是严重的环境污染物,不但对动植物有很强毒性,而且会造成臭氧层的破坏.脱卤呼吸就是在电子供体被氧化的同时,偶联直链或芳香族氯化物还原脱氯,通过电子在呼吸链上传递生成跨膜的 H^+ 浓度梯度,进而转化为 ATP 的过程.脱氯反应 $\text{R}-\text{Cl} + 2[\text{H}] \rightarrow \text{R}-\text{H} + \text{H}^+ + \text{Cl}^-$ 在热力学上是容易发生的. $\text{R}-\text{Cl}/\text{R}-\text{H}$ 的标准氧化还原电势在 +250 到 +600 之间,在厌氧条件下这些氯化物作为电子受体在热力学上是非常适合的.

Desulfomonile tiedjei 是第一个发现的具有脱卤呼吸能力的细菌,以 H_2 和甲酸钠作为电子供体,以 3-氯苯甲酸为电子受体生成 ATP 并支持细菌的生长^[16].之后,分离到多种细菌(表1)具有脱卤呼吸的能力. *Desulfomonile tiedjei* 和 *Desulfotobacterium*

属的细菌以及 *Dehalococcoides* CBDB1 和纯培养菌株 2CP-1 能还原卤化芳烃.能够还原 PCE 的菌有 *D. tiedjei*、*Desulfotobacterium dehalogenans*、*Desulfotobacterium* PCE1、*Desulfotobacterium* PCE-S、*Dehalobacter restrictus*、菌株 TEA、*Dehalospirillum multivorans*、*Desulfuromonas chloroethenica*、*Enterobacter* MS-1、*Dehalococcoides ethenogenes* 195. *Dehalococcoides* TCA1 能够还原 1,1,1-三氯乙烷^[17], *Dehalococcoides* CBDB1 还能还原卤化的二氧杂芑^[18].纯培养菌株 CBDB1 与脱卤球菌 195 都是非典型球菌,没有典型的细胞壁,细胞表面有 S-层样的结构.这些细菌在进化上具有较远的亲缘关系,也表明多种种属的细菌都具有脱卤呼吸的能力^[19].

目前对脱卤呼吸链的组成及特征还知之甚少.呼吸链抑制剂、解偶联剂和氧化脉冲实验研究表明,氢酶(H_2 ase)、细胞色素(Cytb)、萘醌以及脱卤还原酶(reductive dehalogenases)在电子传递中发挥作用,但详细的呼吸链还没有构建起来.脱卤还原酶都有一个钴和一个铁硫中心作为辅基,钴通过化合价的变化催化脱卤过程,所以脱卤过程代表一类新的生化反应类型.细菌的异化脱卤反应开辟了重要的基础和应用研究领域,目前最大的挑战是把获得的基础知识转化到实际应用中去,达到生物修复污染的环境的目的^[33].

2.4 无机有毒金属和非金属元素还原

目前已发现细菌能利用多种有毒金属和非金属元素作为末端电子受体进行呼吸产能支持生长.多种异化金属还原菌能够还原放射性污染环境表面沉积物中的放射性金属,例如铀、钨、钴等. *Shewanella alga* BrY 能够还原 EDTA 钴复合物中的 Co(III)成 Co(II)^[34].菌株 GS-15 和 *Alteromonas putrefaciens* 能够还原 U(VI)^[35]. *Desulfovibrio desulfuricans* 能还原沉积的 Tc(VII),而且发现这是去除生物修复反应器水流中可溶性铀的有效机制^[36,37],此菌株还能把 Pd(II)还原成 Pd(0)^[38]. *S. putrefaciens* MR-1 能以锰氧化物做唯一电子受体支持生长^[39].

非金属元素 As(V)和 Se(VI)也能作为唯一电子受体进行厌氧呼吸.多个 As(V)和(或)Se(VI)还原菌被分离并被描述.砷还原菌 *Chrysiogenes arsenatis* 利用乙酸盐作为电子供体,其砷还原酶已被纯化,而且发现与 *Escherichia coli* 和 *Staphylococcus aureus* 的砷还原酶在生理功能上存在很大差异. *E. coli* 和 *S. aureus* 的砷还原酶仅仅是消除放射性污染,不能产生能量支持生长.对砷还原纯培养菌株的研究表明,即使在硝酸过量情况下,砷还原能与砷还原和硝酸还原同时进行,这对于消除有硝酸盐存在的废水中的砷和硫的污染物具有重要意义^[40,41].

2.5 TNT 呼吸

在厌氧条件下,假单胞菌 *Pseudomonas* sp. JLR11 能以 2,4,6-三硝基甲苯(TNT)作为唯一末端电子受体和唯一氮源生长.在 TNT 生长的细胞中,观察到 TNT 依赖的质子转移(胞外 pH 下降)偶联 TNT 还原为氨基硝基甲苯.其膜提取物能氧化 H_2 还原 TNT 偶联 ATP 的合成,此磷酸化作用能被短杆菌肽(gramicidin)解偶联. *Pseudomonas* sp. JLR11 的 TNT 呼吸在处理被 TNT 污染的水体和土壤中具有潜在的利用价值^[42].

表 1 厌氧脱卤细菌
Table 1 Anaerobic bacteria capable of reducing dechlorination

Strain	Dechlorinated compounds ^a	Electron donors	Remarks
<i>Desulfomonile tiedjei</i> ^[16]	PCE, TCEH ₂ , 3-chlorobenzoate, Pentachlorophenol	H ₂ , formate, pyruvate	Meta dechlorination
2CP-1 ^[20]	2-chlorophenol, 2,6-dichlorophenol	acetate	Facultative anaerobe; Ortho dechlorination
<i>Desulfitobacterium chlororespirans</i> ^[21]	2,4,6-trichlorophenol, 3-Cl-4-OH-phenylacetate	H ₂ , formate, pyruvate	Ortho dechlorination
<i>D. hafniense</i> ^[22]	3-Cl-4-OH-phenylacetate, pentachlorophenol	Pyruvate, tryptophan	Ortho, meta dechlorination
<i>D. frappieri</i> ^[23]	2,4,6-trichlorophenol, 3-Cl-4-OH-phenylacetate	Pyruvate	Ortho, meta, para dechlorination
<i>D. dehalogenans</i> ^[24]	PCE, 2,4,6-trichlorophenol, 3-Cl-4-OH-phenylacetate	H ₂ , formate, pyruvate	Ortho dechlorination
<i>Desulfitobacterium</i> PCE1 ^[25]	PCE, 2-chlorophenol, 2,4,6-trichlorophenol, 3-Cl-4-OH-phenylacetate	Formate, pyruvate	Minor TCE reduction; Ortho dechlorination
<i>Desulfitobacterium</i> PCE-S ^[26]	PCE, TCE, 2,4,5-trichlorophenol, pentachlorophenol	Pyruvate	Ortho, meta dechlorination
<i>Dehalobacter restrictus</i> ^[27]	PCE, TCE	H ₂	
Isolate TEA ^[28]	PCE, TCE	H ₂	
<i>Dehalospirillum multivorans</i> ^[29]	PCE, TCE	H ₂ , formate, pyruvate	
<i>Desulfuromonas chloroethenica</i> ^[30]	PCE, TCE	Pyruvate, acetate	
<i>Enterobacter</i> MS-1 ^[31]	PCE, TCE	Formate, pyruvate, acetate	Facultative anaerobe
<i>Dehalococcoides ethenogenes</i> 195 ^[19]	PCE, TCE, DCE, chloroethene	H ₂	
<i>Dehalococcoides</i> CBDB1 ^[32]	Chlorinated benzenes chlorinated dioxins	H ₂	
<i>Dehalococcoides</i> TCA1 ^[17]	1,1,1-Trichloroethane, TCA	H ₂	

3 新发现的细菌厌氧呼吸理论及生态环境意义

3.1 在生物能量学研究中具有重要理论意义

生物的呼吸是生命必不可少的代谢活动,生物体生命活动中绝大部分能量都来自呼吸作用。在真核生物中能量的产生由线粒体完成,细菌的能量则由其细胞膜产生。呼吸链概念的建立是由两个不同的研究途径经过十多年的研究,最后结合起来才构成了近代的呼吸链的概念。到目前为止,有关呼吸链电子传递及 ATP 的生成机制还未全部阐明,有待进一步深入研究。新发现的这些细菌呼吸形式为这些问题的解决开拓新的研究领域和研究方法,将会对这一生命活动的基本问题有更深入的理解。另外这些研究对于深入理解原核生物呼吸的本质以及呼吸的灵活性和多样性将提供更多的理论依据。

3.2 生态环境意义

细菌通常可以进行多种呼吸以适应不同的生活环境,细菌的这些呼吸可以偶联多种物质(作为电子供体)被氧化,促进了多种元素生物地球化学循环,在保持元素在自然界的生态平衡中发挥巨大作用。在这些过程中,元素的循环可以在电子受体和电子供体中同时表现出来。例如脱卤呼吸细菌能够把共价状态的氯转变为离子形式,同时偶联多种物质的氧化;有机磺酸盐呼吸能够把有机化合物中的硫转化成 S⁰ 或 H₂S。

随着人类工业生产活动的高速发展和人口的急剧增长,使人类赖以生存的环境受到越来越严重的污染。一些有毒物质,如 TNT、多氯联苯(PCB)、各种染料、多环芳烃以及多种有毒重金属及其复合物,这些污染物大量排放到环境中,使自然界中

的水体和土壤遭受严重污染。在这些遭受污染环境中共生的细菌,有的可以利用这些有毒物质作为末端电子受体进行呼吸,同时使这些污染物还原转化降解,在厌氧地层的生物修复中也起到重要作用。

在搞清楚细菌这些厌氧呼吸的基础上,可以开展以细菌厌氧呼吸为基础的有毒污染物的废水和废气处理及放射性重金属的负扩散原位沉积处理。如腐殖质或醌呼吸细菌,能够利用腐殖质或醌作为氧化还原中间体,加速多种污染物的生物还原转化,例如偶氮染料、硝基芳香化合物、多氯化物,这些污染物通常是由于化学和石油工业产生废水的组成成分。在腐殖质或醌呼吸这一理论上建立一种新的污染物处理技术,加入极少量的腐殖质或醌物质,就可以达到加速污染物降解的目的^[43]。

有的呼吸形式也可能造成环境的负面影响,在这种情况下就得采取措施控制细菌的种呼吸。如环境中细菌的机磺酸盐呼吸能把有机磺酸盐还原为具有毒性和腐蚀性的 H₂S,所以人们积极探索抑制细菌的机磺酸盐呼吸以减少 H₂S 的产生。Lie^[44]报道,硫酸盐类似物钼酸盐和钨酸盐能有效抑制硫酸盐还原菌的有机磺酸盐呼吸,所以这类抑制剂能用来控制某些工业场所中 H₂S 的产生。铜和锌也能有效抑制有机磺酸盐呼吸^[45]。

4 研究展望

4.1 与环境相关的新型细菌厌氧呼吸的更多发现

近年来,发现了多种细菌厌氧方式。从细菌呼吸的本质来看,细菌以哪种物质作为末端电子受体进行呼吸并不是绝对的,只要环境中的这种物质可以从呼吸链中接受电子,形成跨

膜的质子浓度电势梯度,就可为细菌的生长和繁殖合成所需要的直接能量——ATP,就可以称之为一种呼吸形式. 基于这样的认识,我们认为细菌能够进行多种方式的呼吸,目前认识到的可能是很小的一部分. 这些呼吸,并不是细菌所依赖的,因为在已发现的新型呼吸中,某些末端电子受体并不是天然物质,而是人工合成的化合物,如 TNT、多氯联苯(PCB)等. 在未来的研究中,可能会有更多的细菌呼吸形式被发现,对细菌呼吸的本质有更深入的理解.

4.2 新型细菌厌氧呼吸分子机理探讨

细菌的呼吸链与真核生物相比,具有很大的灵活性和可变性. 不同的呼吸要通过不同的电子传递途径产生 ATP. 对于新发现的这些细菌呼吸形式,还没有从分子水平弄清其呼吸链的组成. 从分子水平上搞清这些呼吸链的组成,是未来研究的难点. 一般方法包括功能基因克隆和构建突变菌株法、抑制剂法、解偶联剂和氧化脉冲实验等等,新的实验方法的探索有助于这一问题的解决.

4.3 与日益突出的生态环境问题解决相结合的研究

细菌的呼吸与生态环境密切相关,在认识这些新的细菌呼吸基本规律的基础上,应加强这一领域与日益突出的生态环境问题的解决相结合的研究. 这主要包括环境污染治理和厌氧地层污染源的生物修复,其潜在的价值在于开发以细菌呼吸过程为基础的生物降解和生物转化的生物技术.

4.4 与其他学科的交叉

细菌呼吸这一研究领域,给从事有关环境生物学、生物技术和医学微生物学学科方面的生理学家、分子生物学家及生物化学家们提出了挑战. 细菌呼吸本身也提供给我们在蛋白水平上用光谱学和结构生物学来详细研究生物产能这一基本问题. 只有多学科的共同参与,在细菌呼吸的研究中才会获得更大突破.

References

- Richardson DJ. Bacterial respiration: a flexible process for a changing environment. *Microbiol*, 2000, **146**: 551 ~ 571
- Lovley DR, Coates JD, Blunt - Harris EL, Phillips EJP, Woodward JC. Humic substances as electron acceptors for microbial respiration. *Nature*, 1996, **382**: 445 ~ 448
- Coates JD, Ellis DJ, Blunt - Harris EL, Gaw CV, Roden EE, Lovley DR. Recovery of humics-reducing bacteria from a diversity of sedimentary environments. *Appl Environ Microbiol*, 1998, **64**: 1504 ~ 1509
- Coates JD, Bhupathiraju VK, Achenbach LA, McInerney MJ, Lovley DR. *Geobacter hydrogenophilus*, *Geobacter chapellei* and *Geobacter grbicie*, three new strictly anaerobic dissimilatory Fe(III) - reducers. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2001, **51**: 581 ~ 588
- Lovley DR, Fraga J L, Blunt - Harris EL, Hayes LA, Phillips EJP, Coates JD. Humic substances as a mediator for microbially catalyzed metal reduction. *Acta Hydrochim Hydrobiol*, 1998, **26**: 152 ~ 157
- Ben M, Schink B, Brune A and Brune A. Humic acid reduction by *Propionibacterium freudenreichii* and other fermentative bacteria. *Appl Environ Microbiol*, 1998, **64**: 4507 ~ 4512
- Lovley DR, Kashefi K, Vargas M, Tor JM, Blunt - Harris EL. Reduction of humic substances and Fe (III) by hyperthermophilic microorganisms. *Chem Geol*, 2000, **169**: 289 ~ 298
- Coates JD, Councell TB, Ellis DJ, Lovley DR. Carbohydrateoxidation coupled to Fe (III) reduction, a novel form of anaerobic metabolism. *Anaerobe*, 1998, **4**: 277 ~ 282
- Cervantes FJ, De Bok FAM, Duong - Dac T, Stams AJM, Lettinga G, Field JA. Reduction of humic substances by haloferroplasma, sulfate - reducing and methanogenic microorganisms. *Environ Microbiol*, 1999, **4**: 51 ~ 57
- Lanthier M, Villemur R, L pine F, Bisailon J, Beaudet R. Geographic distribution of *Desulfotobacterium frappieri* PCP-1 and *Desulfotobacterium* spp. in soils from the province of Quebec, Canada. *FEMS Microbiol Ecol*, 2001, **36**: 185 ~ 191
- Newman DK, Kolter R. A role for excreted quinones in extracellular electron transfer. *Nature*, 2000, **405**: 94 ~ 97
- Lie TJ, Pitta T. Sulfonates: novel electron acceptors in anaerobic respiration. *Arch Microbiol*, 1996, **166**: 204 ~ 210
- Laue H, Denger K, Cook AM. Taurine reduction in anaerobic respiration of *Bilophila wadsworthia* RZATAU. *Appl Environ Microbiol*, 1997, **63**: 2016 ~ 2021
- Lorenzen J, Steinwachs S. DMSO respiration by the anaerobic rumen bacterium *Wolinella succinogenes*. *Arch Microbiol*, 1994, **162**: 277 ~ 281
- Ujiye T, Yamamoto I, Satoh T. The *dmsR* gene encoding a dimethyl sulfoxide-responsive regulator for expression of *dmsCBA* (dimethyl sulfoxide respiration genes) in *Rhodobacter sphaeroides* f. sp. denitrificans. *Biochim Biophys Acta (BBA)*, 1997, **1353**: 84 ~ 92
- Deweerd KA, Mandelco L, Tanner RS, Woese CR, Suflita JM. *Desulfomonile tiedjei* gen. nov. and sp. nov., a novel anaerobic, dehalogenating, sulfate-reducing bacterium. *Arch Microbiol*, 1991, **154**: 23 ~ 30
- Sun B, Griffin BM, Ayala-del-Río HL, Hashsham SA, Tiedje JM. Microbial dehalorespiration with 1, 1, 1-trichloroethane. *Science*, 2002, **298**: 1023 ~ 1025
- Bunge M, Adrian L, Kraus A, Opel WG, Lorenz JR, Andreesen H, Görisch UL. Reduction dehalogenation of chlorinated dioxins by an anaerobic bacterium. *Nature*, 2003, **421**: 357 ~ 360
- Maym - Gatell X, Chien Y, Gossett JM, Zinder SH. Isolation of a bacterium that reductively dechlorinates tetrachloroethene to ethene. *Science*, 1997, **276**: 1568 ~ 1571
- Cole JR, Cascarelli AL, Mohn WW, Tiedje JM. Isolation and characterization of a novel bacterium growing via reductive dehalogenation of 2-chlorophenol. *Appl Environ Microbiol*, 1994, **60**: 3536 ~ 3542
- Sanford RA, Cole JR, Löffler FE, Tiedje JM. Characterization of *Desulfotobacterium chlororespirans* sp. nov., which grows by coupling the oxidation of lactate to the reductive dechlorination of 3-chloro-4-hydroxybenzoate. *Appl Environ Microbiol*, 1996, **62**: 3800 ~ 3808
- Christiansen N, Ahring BK. *Desulfotobacterium hafniense* sp. nov., an anaerobic, reductively dechlorinating bacterium. *Int J Syst Bacteriol*, 1996, **46**: 442 ~ 448
- Bouchard B, Beaudet R, Villemur R, McSween G, Lepine F, Bisailon JG. Isolation and characterization of *Desulfotobacterium frappieri* sp. nov., an anaerobic bacterium which reductively dechlorinates pentachlorophenol to 3-chlorophenol. *Int J Syst Bacteriol*, 1996, **46**: 1010 ~ 1015
- Utkin I, Wose C, Wiegel J. Isolation and characterization of *Desulfotobacterium dehalogenans* gen. nov., sp. nov., an anaerobic bacterium which reductively dechlorinates chlorophenolic compounds. *Int J Syst*

- Bacteriol, 1994, **44**: 612 ~ 619
- 25 Gerritse JV, Renard TM, Gomes P, Lawson PA, Collins MD, Gottschal JC. Desulfotobacterium sp. strain PCE1, an anaerobic bacterium that can grow by reductive dechlorination of tetrachloroethene or ortho-chlorinated phenols. *Arch Microbiol*, 1996, **165**: 132 ~ 140
- 26 Miller E, Wohlfarth G, Diekert G. Purification and characterization of the tetrachloroethene reductive dehalogenase of strain PCE-S. *Arch Microbiol*, 1998, **169**: 497 ~ 502
- 27 Holliger C, Hahn D, Harmsen H, Ludwig W, Schumacher W. *Dehalobacter restrictus* gen. nov. and sp. nov., a strictly anaerobic bacterium that reductively dechlorinates tetra and trichloroethene in an anaerobic respiration. *Arch Microbiol*, 1998, **169**: 313 ~ 321
- 28 Wild A, Hermann M, Leisinger T. Isolation of an anaerobic bacterium, which reductively dechlorinates tetrachloroethene and trichloroethene. *Biodegradation*, 1996, **7**: 507 ~ 511
- 29 Scholz - Muramatsu NH, Memmer A, Mebmer M, Moore E, Diekert G. Isolation and characterization of *Dehalospirillum multivorans* gen. nov. sp. nov., a tetrachloroethene-utilizing, strictly anaerobic bacterium. *Arch Microbiol*, 1995, **163**: 48 ~ 56
- 30 Krumholz LR, *Desulfuromonas chloroethenica* sp. nov. Uses tetrachloroethylene and trichloroethylene as electron acceptors. *Int J Syst Bacteriol*, 1997, **47**: 1262 ~ 1263
- 31 Sharma PK, McCarty PL. Isolation and characterization of a facultatively aerobic bacterium that reductively dehalogenates tetrachloroethylene to cis-1,2-dichloroethylene. *Appl Environ Microbiol*, 1996, **62**: 761 ~ 765
- 32 Adrian L, Szewzyk U, Weche J, Girsch H. Bacterial dehalorespiration with chlorinated benzenes. *Nature*, 2000, **408**: 580 ~ 583
- 33 Holliger C, Wohlfarth G, Diekert G. Reductive dechlorination in the energy metabolism of anaerobic bacteria. *FEMS Microbiol Rev*, 1999, **22**: 383 ~ 398
- 34 Gorby YA, Caccavo FJ, Bolton HJ. Microbial reduction of Cobalt III EDTA in the presence and absence of manganese (IV) oxide. *Environ Sci Technol*, 1998, **32**: 244 ~ 250
- 35 Lovely DR, Phillips EJP, Gorby YA. Microbial reduction of uranium. *Nature*, 1991, **350**: 413 ~ 416
- 36 Lloyd JR, Nolting HF, Solte VA, Lyalikov NN, Macaskie LE. Technetium reduction and precipitation by sulfate-reducing bacteria. *Geomicrobiol J*, 1998, **15**: 45 ~ 48
- 37 Lloyd JR, Yong P, Macaskie LE. Enzymatic recovery of elemental palladium by using sulfate-reducing bacteria. *Appl Environ Microbiol* 1998, **64**: 4607 ~ 4609
- 38 Lloyd JR, Cole JA, Macaskie L E. Reduction and removal of heptavalent technetium from solution by *Escherichia coli*. *J Bacteriol*, 1997, **179**: 2014 ~ 2021
- 39 Myers CR, Nealson KH. Bacterial Manganese reduction and growth with Manganese oxide as sole electron acceptor. *Science*, 1998, **240**: 1319 ~ 1321
- 40 Ahmann D, Roberts AL, Krumholz LR, Morel FM. Microbe grows by reducing arsenic. *Nature*, 1994, **371**: 750 ~ 750
- 41 Stolz JF, Oremland RS. Bacterial respiration of arsenic and selenium. *FEMS Microbiol Rev*, 1999, **23**: 615 ~ 627
- 42 Esteve - Nunez A, Lucchesi G, Philipp B, Schink B, Ramos JL. Respiration of 2,4,6-Trinitrotoluene by *Pseudomonas* sp. Strain JLR11. *J Bacteriol*, 2000, **182**: 1352 ~ 1355
- 43 Cervantes FJ, van der Zee FP, Lettinga G, Field JA. Enhanced decolourisation of acid orange7 in a continuous UASB reactor with quinones as redox mediators. *Water Sci Technol*, 2001, **44**: 123 ~ 128
- 44 Lie TJ, Godchaux BW, Leadbetter ER. Sulfonates as terminal electron acceptors for growth of sulfite-reducing bacteria (*Desulfotobacterium* spp.) and sulfate-reducing bacteria: effects of inhibitors of sulfidogenesis. *Appl Environ Microbiol*, 1999, **65**: 4611 ~ 4617
- 45 Utgikar VP, Tabak HH, Haines JR, Govind R. Quantification of toxic and inhibitory impact of copper and zinc mixed cultures of sulfate-reducing bacteria. *Biotechnol Bioeng*, 2003, **82**: 306 ~ 312