

# 硝酸盐和硫酸盐厌氧氧化甲烷途径及氧化菌群

张梦竹 李琳\* 刘俊新

(中国科学院生态环境研究中心 北京市海淀区双清路 18 号 北京 100085)

**摘要:** 甲烷属于温室气体, 厌氧氧化甲烷有效地减少了大气环境中甲烷的含量。依据吉布斯自由能变, 以  $\text{SO}_4^{2-}$ 、 $\text{Mn}^{4+}$ 、 $\text{Fe}^{3+}$ 、 $\text{NO}_3^-$  等作为电子受体, 厌氧条件下甲烷可以转化为  $\text{CO}_2$ 。重点阐述以  $\text{SO}_4^{2-}$  和  $\text{NO}_3^-$  为电子受体时甲烷厌氧氧化的机理、反应发生的环境条件以及甲烷厌氧氧化菌的特点。针对目前研究存在的主要问题, 提出了今后的发展方向。 $\text{SO}_4^{2-}$  为电子受体时, 甲烷厌氧氧化的可能途径包括: 逆甲烷生成途径、乙酰生成途径以及甲基生成途径。甲烷的好氧或厌氧氧化协同反硝化是以  $\text{NO}_3^-$  为电子受体的甲烷氧化的可能途径。环境中的甲烷、硫酸盐或硝酸盐的浓度, 有机质的数量, 以及环境条件对甲烷的厌氧氧化有显著影响。

**关键词:** 甲烷, 硝酸盐, 硫酸盐, 厌氧氧化, 环境条件, 甲烷氧化菌

## The parth way and methanotroph of anaerobic methane oxidation driven by nitrate or sulfate

ZHANG Meng-Zhu LI Lin\* LIU Jun-Xin

(Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China)

**Abstract:** Methane, an even more serious greenhouse gas than carbon dioxide, could be reduced effectively via anaerobic oxidation. According to standard Gibbs energies, it can be oxidized into carbon dioxide under anaerobic condition, when oxides e.g.  $\text{SO}_4^{2-}$ 、 $\text{Mn}^{4+}$ 、 $\text{Fe}^{3+}$ 、 $\text{NO}_3^-$  act as the electron acceptors. This paper focus on the mechanism, characteristics of methanotrophic bacteria and reaction condition of anaerobic oxidation driven by sulfate or nitrate. The problems and prospect of the research are also indicated. Reverse methanogenesis, acetogenesis and methylogenesis are three possible pathways in anaerobic oxidation driven by

基金项目: 国家自然科学基金项目(No. 50978249)

\*通讯作者: Tel: 86-10-62923543; 信箱: leel@rcees.ac.cn

收稿日期: 2011-11-09; 接受日期: 2011-12-09

sulfate, whereas aerobic or anaerobic methane oxidation coupled to denitrification are probably the pathways when  $\text{NO}_3^-$  serves as the electron acceptor. The concentrations of methane,  $\text{SO}_4^{2-}$  or  $\text{NO}_3^-$  and organic content, as well as environmental conditions will dramatically affect anaerobic methane oxidation.

**Keywords:** Methane, Nitrate, Sulfate, Anaerobic oxidation, Environmental condition, Methanotroph

据统计, 自 1750 年以来, 大气中甲烷的浓度增加了 150%, 并且以每年 1.0%–1.2% 的惊人速度继续增长<sup>[1]</sup>。甲烷( $\text{CH}_4$ )是一种温室气体, 其温室效应是二氧化碳的 26 倍<sup>[2]</sup>, 目前它对全球变暖的“贡献率”达到 15%。减少甲烷向大气圈的排放量, 有助于缓解温室效应, 保护大气环境。资料显示, 厌氧环境中, 微生物降解有机物产生的甲烷约占大气甲烷的 80%<sup>[3]</sup>, 其中, 大部分产生于沼泽、湿地、农田土壤、水底淤泥等厌氧环境<sup>[4]</sup>。值得注意的是, 海洋对大气甲烷的贡献仅为 2%, 但是据 1992 年联合国政府间气候变化专门委员会(Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC)报道, 海洋沉积物实际产生的甲烷远远高于这个比例。William Reeburgh 等发现, 在海洋沉积物的缺氧层中甲烷的含量急剧下降, 而在含氧层中却没有甲烷消耗, 甲烷的减少只可能是厌氧消耗造成的, 首次证实了甲烷厌氧氧化反应的存在<sup>[4]</sup>。进一步的研究结果显示, 将近 90% 在海洋沉积层产生的甲烷是在厌氧环境中被消耗的<sup>[5]</sup>。在厌氧条件下, 当甲烷为唯一的电子供体, 并且

有合适的电子受体, 如  $\text{SO}_4^{2-}$ 、 $\text{Mn}^{4+}$ 、 $\text{Fe}^{3+}$ 、 $\text{NO}_3^-$  存在时, 甲烷氧化菌可以将甲烷氧化为二氧化碳。甲烷与相应电子受体发生氧化反应的吉布斯自由能如表 1 所示。甲烷的厌氧氧化(AOM, Anaerobic oxidation of methane)是减少甲烷的主要途径之一, 每年有 0.3 Gt ( $1 \text{ Gt}=10^{15} \text{ g}$ ) 的甲烷经厌氧反应而被消除<sup>[6]</sup>。

1 甲烷的厌氧氧化途径

至 20 世纪 80 年代, 多位研究者相继发现在海底沉积层中, 伴随甲烷的减少, 有硫酸盐还原反应的发生, 并且检测到能够利用硫酸盐厌氧氧化甲烷的活性物质<sup>[2,6,8–9]</sup>。2006 年, Nature 杂志发表了荷兰科学家有关硝酸盐为电子受体的甲烷厌氧氧化的研究成果之后<sup>[10]</sup>, 多家研究期刊相继报道了类似的研究结果<sup>[2,11–13]</sup>。

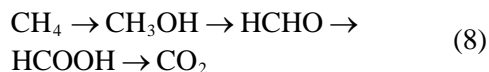
1.1 硫酸盐为电子受体的甲烷氧化途径

目前以硫酸盐为电子受体的甲烷厌氧氧化途径有 3 种假说, 即: 逆甲烷生成途径、乙酰生成途径以及甲基生成途径。

表 1 利用不同电子受体进行甲烷氧化时所能提供的吉布斯自由能<sup>[2,7]</sup>  
Table 1 Standard Gibbs Energies of reactions between methane and relevant electron acceptors<sup>[2,7]</sup>

电子受体 Electron acceptor	反应方程式 Reaction equation	$\Delta G_r^0$ (kJ/mol $\text{CH}_4$ )
$\text{SO}_4^{2-}$	$\text{CH}_4 + \text{SO}_4^{2-} \rightarrow \text{HCO}_3^- + \text{HS}^- + \text{H}_2\text{O}$ (1)	-16.6
$\text{NO}_3^-$	$5\text{CH}_4 + 8\text{NO}_3^- + 8\text{H}^+ \rightarrow 5\text{CO}_2 + 4\text{N}_2 + 14\text{H}_2\text{O}$ (2)	-765.0
$\text{NO}_2^-$	$3\text{CH}_4 + 8\text{NO}_2^- + 8\text{H}^+ \rightarrow 3\text{CO}_2 + 4\text{N}_2 + 10\text{H}_2\text{O}$ (3)	-928.0
$\text{Mn}^{4+}$	$5\text{CH}_4 + 8\text{MnO}_4^{4-} + 19\text{H}^+ \rightarrow 5\text{HCO}_3^- + 8\text{Mn}^{2+} + 17\text{H}_2\text{O}$ (4)	-991.7
$\text{Fe}^{3+}$	$\text{CH}_4 + 8\text{Fe}^{3+} + 3\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{HCO}_3^- + 8\text{Fe}^{2+} + 9\text{H}^+$ (5)	-418.3
$\text{ClO}_4^-$	$\text{CH}_4 + \text{ClO}_4^- \rightarrow \text{HCO}_3^- + \text{Cl}^- + \text{H}^+ + \text{H}_2\text{O}$ (6)	-895.9
$\text{HAsO}_4^{2-}$	$\text{CH}_4 + 4\text{HAsO}_4^{2-} + 3\text{H}^+ \rightarrow \text{HCO}_3^- + 4\text{H}_2\text{AsO}_3^- + \text{H}_2\text{O}$ (7)	-299.6

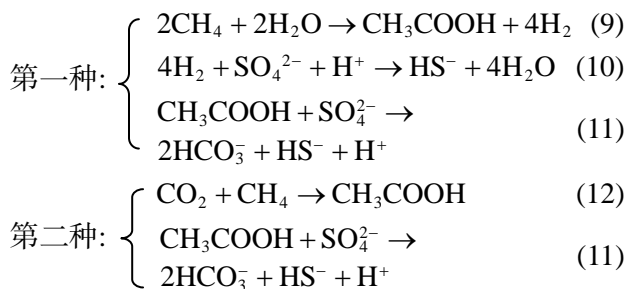
**1.1.1 逆甲烷生成途径:** 逆甲烷生成途径 (Reverse methanogenesis) 是最早被提出, 也是研究最多的关于甲烷厌氧氧化途径的假说。在甲烷单加氧酶的作用下, 甲烷首先被氧化为甲醇, 再经过一系列脱氢酶的作用, 最终转化为  $\text{CO}_2$  [公式(8)]<sup>[14]</sup>。早在 1979 年, 采用放射性同位素示踪的方法, 通过标记甲烷的  $^{14}\text{C}$ , 发现在甲烷减少的过程中, 产生含有  $^{14}\text{C}$  的甲醇、甲酸、 $\text{CO}_2$  等物质, 甲烷的氧化经过了甲醇、甲酸等中间产物<sup>[15]</sup>。1994 年, Hoehler 等正式提出了逆甲烷生成途径, 在这个过程中,  $\text{H}_2\text{O}$  得到甲烷氧化所释放的电子后还原为  $\text{H}_2$ , 而  $\text{H}_2$  被硫酸盐还原菌所利用<sup>[9]</sup>。2004 年, Hallam 等应用全基因组鸟枪测序和基因组文库从酶学角度支持了逆甲烷生成途径的推测。根据逆甲烷生成途径, 甲烷经过一系列的中间反应最终被氧化为二氧化碳, 反应步骤和中间产物较多, 并且反应速率缓慢。因此, 该种假说从反应动力学角度解释了甲烷厌氧氧化反应速率极低的原因。



然而, 有研究者提出甲烷八叠球菌目的部分菌种在产甲烷时, 并不是利用二氧化碳和氢气, 而是直接利用乙酸和甲基化合物<sup>[16]</sup>; 并且, 在用同位素示踪法研究海底沉积物中甲烷厌氧氧化时, 也发现电子的传递过程中, 有逆甲烷生成途

径以外的其它含 C 的中间体存在<sup>[17]</sup>。因此公式(1)所示的逆甲烷生成途径并不能囊括所有甲烷的厌氧氧化过程。

**1.1.2 乙酰生成途径:** 作为对逆甲烷生成途径的补充, Valentine 提出了乙酰生成途径<sup>[18]</sup>。根据参与反应的物质, 该途径包括两种:



第一种途径, 甲烷氧化菌氧化两分子  $\text{CH}_4$  产生  $\text{H}_2$  和乙酸,  $\text{H}_2$  和乙酸被硫酸盐还原菌所利用, 将  $\text{SO}_4^{2-}$  还原为  $\text{HS}^-$ ; 第二种途径, 甲烷氧化菌利用  $\text{CO}_2$  将  $\text{CH}_4$  氧化为乙酸, 硫酸盐还原菌利用乙酸生成  $\text{HCO}_3^-$  和  $\text{HS}^-$ 。

**1.1.3 甲基生成途径:** 2008 年 Moren 发现即使反应体系中  $\text{H}_2$  的浓度高达 33%, 也不会抑制甲烷的氧化, 说明在该反应条件下,  $\text{H}_2$  不是甲烷氧化的产物<sup>[19]</sup>。而当向反应体系中加入甲基硫醚时, 甲烷的氧化速率下降了 68%。甲基硫醚对甲烷氧化有明显影响。类似地, Zehnder 在富集培养甲烷氧化菌时, 在产物中发现了大量的甲基硫醚<sup>[15]</sup>。因此, Moren 提出了一种新的甲烷氧化途径假说——甲基生成途径 (Methylogenesis, 见图 1)。甲烷氧

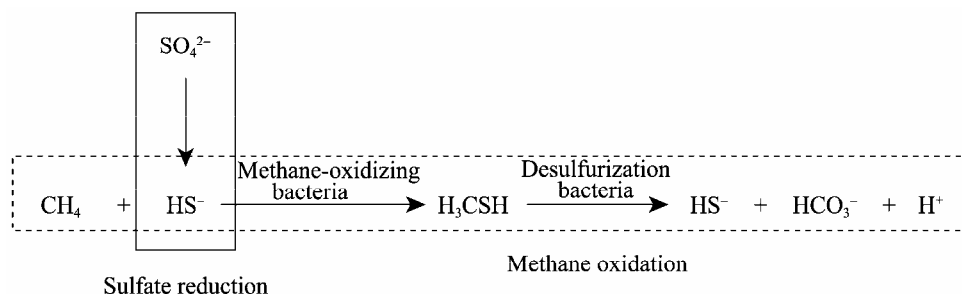


图 1 甲基生成途径假说

Fig. 1 The schematic diagram of methylogenesis

化菌利用甲烷和  $\text{HS}^-$  生成甲硫醚  $\text{CH}_3\text{SH}$ ,  $\text{CH}_3\text{SH}$  被脱硫菌利用, 生成  $\text{HCO}_3^-$  和  $\text{HS}^-$ 。

## 1.2 硝酸盐为电子受体的甲烷氧化途径

在垃圾渗滤液处理和污水处理过程中, 甲烷可以作为反硝化过程的电子供体, 既解决了污染问题又降低了处理成本<sup>[12]</sup>。因此, 越来越多的研究者认识到, 研究以硝酸盐为电子受体的甲烷厌氧氧化更具有实际意义。已有的研究通过两种途径解释以硝酸盐为电子受体的甲烷氧化, 即: 甲烷好氧氧化协同反硝化途径(图 2)和甲烷厌氧氧化协同反硝化途径(图 3)。

Rhee 于 1978 年从反硝化系统中分离出了一种甲烷氧化菌(*Methylomonas*)和一种利用甲醇的细菌(*Vibrio extorquens*), 但这两种微生物都必须利用氧气才能完成氧化反应。因此他推测, 反硝化时, 反硝化菌利用的碳源是甲烷氧化菌氧化甲烷或甲醇过程中产生的中间产物——某些可溶性

有机物。第一次提出了以甲烷为唯一碳源时, 甲烷氧化协同反硝化的反应途径, 即: 在有氧的条件下, 甲烷首先被氧化, 然后在缺氧条件下, 其氧化产物被反硝化菌利用, 完成反硝化反应<sup>[20]</sup>。

在完全厌氧的条件下, 也会发生甲烷氧化-硝酸盐还原反应<sup>[10,13,21]</sup>。Ettwing 比较了从不同地方富集到的、可以在厌氧条件下利用硝酸盐氧化甲烷的微生物群落, 研究了其基因组及蛋白表达。在富集到的样本中, 含有除  $\text{N}_2\text{O}$  还原酶之外的其他完成反硝化反应所需要的酶, 如硝酸盐还原酶、亚硝酸盐还原酶, 以及按逆甲烷生成途径氧化甲烷所需要的大部分的酶, 如甲烷单加氧酶、甲醇脱氢酶等。基于研究结果, 提出了图 3 所示的甲烷厌氧氧化协同反硝化途径, 即:  $\text{NO}_3^-$  经硝酸盐还原酶生成  $\text{NO}_2^-$ , 再经亚硝酸盐还原酶生成  $\text{NO}$ , 继而生成  $\text{N}_2$  和  $\text{O}_2$ ,  $\text{O}_2$  在甲烷单加氧酶的作用下氧化甲烷生成甲醇, 最终生成  $\text{CO}_2$ , 完成甲烷的氧化<sup>[7]</sup>。

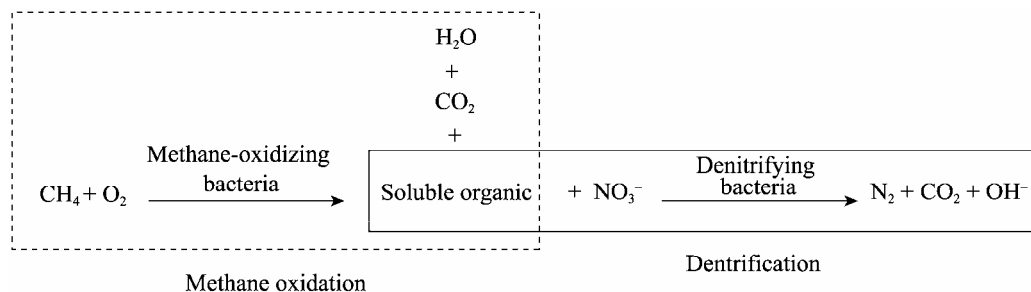


图 2 甲烷好氧氧化协同反硝化途径

Fig. 2 Aerobic methane oxidation coupled to denitrification

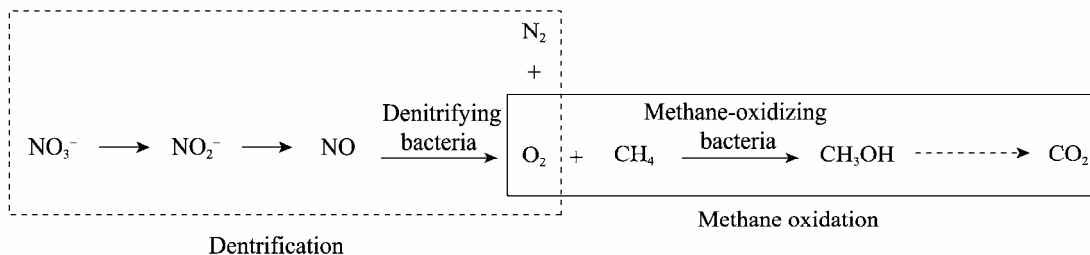


图 3 甲烷厌氧氧化协同反硝化途径

Fig. 3 Methane oxidation coupled to denitrification under anaerobic conditions

目前,针对以硝酸盐为电子受体的甲烷厌氧氧化的研究较少,其反应机理在一定程度上也是基于硫酸盐为电子受体的甲烷厌氧氧化的推论,缺少直接而有力的证明,因此,还需要进一步的研究和探索。

## 2 甲烷厌氧氧化反应环境条件

在厌氧氧化甲烷的过程中,参与反应的甲烷、硫酸盐或硝酸盐等电子受体的浓度,反应环境中有机质的数量,以及环境条件都会影响甲烷的氧化反应。

### 2.1 硫酸盐为电子受体的甲烷厌氧氧化环境条件

1985年,Alperin和Reeburgh的研究证明了沉积物中的甲烷是在厌氧条件下,有硫酸盐存在时才会减少<sup>[22]</sup>。在沉积物中存在着甲烷-硫酸盐消耗带。在消耗带中,底层沉积物厌氧产生的甲烷遇到水流带来的硫酸盐,一旦条件合适就会发生甲烷的氧化反应。有机质的含量会影响甲烷-硫酸盐消耗带在沉积层中的位置<sup>[23]</sup>。在海洋沉积物中,物质的混合主要靠扩散作用,甲烷主要产生于沉积层下部的厌氧层中,并且从下层逐渐向上层扩散。沉积物中甲烷的浓度是甲烷氧化的主要影响因素,有机质含量高则沉积物中甲烷浓度高。研究海底甲烷水合物矿藏渗漏区发生的甲烷氧化反应时发现,在高甲烷浓度区域甲烷厌氧氧化反应更加活跃。虽然渗漏区微生物的种类较少,但是由于甲烷的浓度很高(其分压将近 100 个大气压),甲烷氧化速率却很快<sup>[24]</sup>。

探究不同深度的海洋沉积物中甲烷浓度的变化规律时,研究者发现不仅在厌氧区域,硫酸盐为电子受体的甲烷氧化反应同样也可以发生在一些缺氧水体中<sup>[25-26]</sup>。该结论随后得到了放射性同位素示踪<sup>[27-28]</sup>,稳定同位素分布<sup>[28]</sup>以及海洋流体模型<sup>[9]</sup>等方法的证明。但是在缺氧水体中,

由于甲烷浓度极低,而硫酸盐浓度较高,反应发生非常困难<sup>[29]</sup>。

### 2.2 硝酸盐为电子受体的甲烷厌氧氧化环境条件

在陆地水体如沼泽、泥炭藓,硝酸盐的浓度远高于硫酸盐,因此在这些区域发生的甲烷厌氧氧化反应更倾向于利用硝酸盐作为电子受体。20世纪 70 年代,研究者采用通入天然气的方法净化含硝酸盐的地下水,研究甲烷作为外加碳源的反硝化。在溶解氧小于 1 mg/L,甲烷浓度高于 90%时,地下水中的硝酸盐能够被去除<sup>[30]</sup>。但是在相当长的时间内,没有直接的证据能够证明硝酸盐可以作为甲烷厌氧氧化的电子受体。直到 21 世纪初,多位研究者通过试验,证实在地下水中甲烷的厌氧氧化可以与反硝化过程协同发生<sup>[10-11,21]</sup>。

温度对甲烷厌氧氧化的影响试验显示,甲烷的氧化只能发生在 35 °C 的反应器中。能够在该反应器中检出甲烷厌氧氧化古菌,在 22 °C 时却不能检测到,这类氧化菌在较低温度下不能存活<sup>[31]</sup>。Raghoebarsing 富集以硝酸盐为电子受体的甲烷厌氧氧化菌的最佳温度为 25 °C<sup>[10]</sup>,当将温度由 25 °C 升至 30 °C 时,甲烷的氧化现象消失,甲烷氧化菌的活性明显降低<sup>[21]</sup>。发生在地下水体中的甲烷厌氧氧化,其反应温度通常在 10 °C 以下。在不同体系中,参与氧化的甲烷氧化菌的种类不相同,适宜反应发生的温度差别也较大。

与大部分发生在海洋沉积物层的以硫酸盐为电子受体的甲烷氧化不同,以硝酸盐为电子受体的甲烷厌氧氧化主要发生于淡水沉积物层和人工污水处理系统中。

## 3 甲烷厌氧氧化菌

甲烷氧化菌可以利用甲烷作为唯一碳源进行生长,广泛存在于农田、沼泽、湿地、森林、草地、垃圾填埋场、湖泊、海洋等各种土壤或水

体环境中,易于在富含石油或天然气的地下水或土壤中生长。早期研究甲烷氧化菌的生理生态主要采用传统的培养技术,但是,甲烷氧化菌对生长环境要求苛刻,而且增殖速度慢、生长密度低,因此,甲烷氧化菌的分离纯化十分困难。近年来,由于分子生物技术和系统微生物学的发展,利用聚合酶链式反应技术(Polymerase chain reaction, PCR)以及进化和功能基因探针,可以直接从环境样品中检测和分析甲烷氧化菌,为了解和认识甲烷氧化菌的特征提供方便有效的分析方法,推动了甲烷氧化菌的研究。

3.1 甲烷氧化菌的种类

1906 年,第一株甲烷氧化菌被分离出之后,至今已经分离鉴定出 100 多种<sup>[32]</sup>。根据形态、GC%、膜结构、代谢途径等系列特征,甲烷氧化菌分为 I 型、II 型和 X 型 3 种(表 2)。I 型和 II 型甲烷氧化菌均存在于水田土壤中,其中只有 II 型甲烷氧化菌能够被分离纯化<sup>[33]</sup>。多属于甲烷八叠球菌属以及甲基弯菌属中的 OB3b 系菌<sup>[34]</sup>。2007 年,两种新的能吞噬甲烷的嗜酸菌 *Methylokorus infernorum* 和 *Acidimethylosilex fumarolicum* 分别从 Solfatara 火山口和 Tikitere 地区热土中被发现,它们都属于 X 型甲烷氧化菌<sup>[35-36]</sup>。

3.2 以硫酸盐为电子受体的甲烷厌氧氧化菌

系统发育分析、同位素标记等方法可以证明 I 型、II 型甲烷氧化菌和硫酸盐还原菌参与了海洋沉积物中的甲烷厌氧氧化反应。对其 PCR 产物进行测序,得到了与 *Methylosinus trichosporium* 的同源性为 99.9%的甲烷氧化菌<sup>[34]</sup>。通过 FISH 试验,Boetius 从生物学角度证明甲烷氧化古菌与硫酸盐还原菌存在共生关系<sup>[24]</sup>。研究发现两者是互养共栖的,以特定的形式存在,甲烷氧化古菌位于菌群中央,周围环绕硫酸盐还原菌。与甲烷厌氧氧化菌共生的脱硫菌一般属于脱硫球菌属。结合 <sup>14</sup>C 甲烷同位素示踪分析,从海洋沉积物中也检测出能够与硫酸盐还原菌共生的 I 型甲烷氧化菌<sup>[37]</sup>。同时,在一些甲烷氧化伴随硫酸盐减少的体系,如河流、海湾的沉积层,也发现了不与硫酸盐菌共生的 I 型和 II 型甲烷氧化菌<sup>[38-39]</sup>。

3.3 以硝酸盐为电子受体的甲烷厌氧氧化菌

经过长期富集培养,从浙江象山的水稻田中分离纯化出一株能够厌氧氧化甲烷的细菌菌株 AMOB3<sup>[40]</sup>。随后,具有较高转化甲烷性能的菌株也从有硝酸盐存在的河底淤泥中被筛选出,研究者对其生理生化特征、最佳生长条件进行了研究<sup>[41]</sup>。Raghoebarsing 采用 FISH 方法,检测出 II

表 2 甲烷氧化菌的种类  
Table 2 Classification of methanotrophs

分类 Classification	所属菌门 Phylum	种属 Genus	特征 Characteristic
Type I	γ-变形菌门	甲基杆菌属, 甲基单胞菌属, 甲烷八叠球菌属, 甲基微菌属, 甲基球菌属, 甲基热菌属	利用 5-磷酸核酮糖途径同化甲醛, 主要含 16-C 脂肪酸, 胞内膜成束分布
Type II	α-变形菌门	甲基孢囊菌属, 甲基弯菌属, 甲基帽菌属, 甲基细胞菌属	利用丝氨酸途径同化甲醛, 主要含 18-C 脂肪酸, 胞内膜分布于细胞壁周围
Type X	γ-变形菌门 疣微菌门	多孢子铁细菌, 棕色眉蓝细菌 <i>Methylokorus infernorum</i> <sup>[36]</sup> , <i>Acidimethylosilex fumarolicum</i> <sup>[35]</sup> , <i>Methyloacida kamchatkensis</i> <sup>[39]</sup>	利用 5-磷酸核酮糖途径同化甲醛, 同时存在低水平的丝氨酸途径酶

型甲烷氧化菌与反硝化菌的共生体, 甲烷氧化古菌成簇存在于细胞聚集体中央, 反硝化菌在周围<sup>[10]</sup>, 这与甲烷氧化菌和硫酸盐还原菌的共生状态类似。与甲烷厌氧氧化菌共生的反硝化菌一般属于不可培养的 NC10 门细菌<sup>[7,21]</sup>。16S rRNA 系统发育证明, 从能够发生甲烷氧化的体系中富集的类型培养物中不存在甲烷氧化古菌, 只存在一种 NC10 门的细菌<sup>[21]</sup>; 并且发现, 甲烷和亚硝酸盐的转化率并不受古菌数量的影响<sup>[13]</sup>。在 35 °C 时, 甲烷厌氧氧化是由甲烷氧化古菌和具有反硝化作用的 NC10 门细菌联合完成; 而在 22 °C 的反应体系内, 没有古菌存在时, 甲烷厌氧氧化可以由 NC10 门的细菌独立完成<sup>[31]</sup>。

已有的研究显示: 以硫酸盐为电子受体的甲烷氧化体系中一定有甲烷氧化菌存在, 而不一定有硫酸盐还原菌检出。相反, 以硝酸盐为电子受体的氧化体系, 甲烷的氧化可以由兼具反硝化作用的 NC10 门的细菌独立完成。

## 4 存在的问题及研究发展趋势

已有的研究仅局限在海洋、稻田、湖泊、湿地、沼泽地等环境中的甲烷厌氧氧化, 而对于其它产生甲烷的环境如污水处理厂、垃圾填埋场等的甲烷氧化目前还没有涉及。并且, 研究也主要集中在以硫酸盐为电子受体的甲烷厌氧氧化, 缺乏对其他电子受体的甲烷氧化的探索。与硫酸盐相比, 理论上,  $\text{Fe}^{3+}$  与甲烷发生氧化还原反应的自由能更低, 具有更好氧化性能(表 1)。同样,  $\text{Mn}^{4+}$ 、 $\text{ClO}_4^-$ 、 $\text{HAsO}_4^{2-}$  等也能够作为甲烷氧化的电子受体, 这些都有待于进一步的研究。在反应机制方面, 只表述了甲烷厌氧氧化的化学机制, 对于甲烷厌氧氧化菌的培养条件、生理生化特性以及甲烷厌氧氧化生物学机制的认识还远远不够。随着现代分子生物学技术的发展, 新型分析技术的采用, 将会加深对甲烷厌氧氧化菌或其共生菌, 以

及生物学机制的探索。

## 参 考 文 献

- [1] Kotelnikova S. Microbial production and oxidation of methane in deep subsurface[J]. *Earth-Science Reviews*, 2002, 58(3/4): 367–395.
- [2] Caldwell SL, Laidler JR, Brewer EA, et al. Anaerobic oxidation of methane: mechanisms, bioenergetics, and the ecology of associated microorganisms[J]. *Environmental Science and Technology*, 2008, 42(18): 6791–6799.
- [3] Rice DD. Biogenic gas: controls, habitats, and resource potential[J]. *United States Geological Survey, Professional Paper*, 1993, 1570: 583–606.
- [4] Reeburgh WS. Methane consumption in Cariaco Trench waters and sediments[J]. *Earth and Planetary Science Letters*, 1976, 28(3): 337–344.
- [5] Reeburgh WS, Whalen SC, Alperin MJ. The role of methylophony in the global methane budget[A] // Murrel JC, Kelly DP. *Microbial Growth on C1 Compounds*[M]. Andover: Intercept Press, 1993: 1–14.
- [6] Thauer RK. Functionalization of methane in anaerobic microorganisms[J]. *Angewandte Chemie International Edition*, 2010, 49(38): 6712–6713.
- [7] Ettwig KF, Butler MK, Le Paslier D, et al. Nitrite-driven anaerobic methane oxidation by oxygenic bacteria[J]. *Nature*, 2010, 464(7288): 543–548.
- [8] Devol AH, Ahmed SI. Are high rates of sulphate reduction associated with anaerobic oxidation of methane?[J]. *Nature*, 1981, 291(5814): 407–408.
- [9] Hoehler TM, Alperin MJ, Albert DB, et al. Field and laboratory studies of methane oxidation in an anoxic marine sediment: evidence for a methanogen-sulfate reducer consortium[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 1994, 8(4): 451–463.
- [10] Raghoebarsing AA, Pol A, van de Pas-Schoonen KT, et al. A microbial consortium couples anaerobic methane oxidation to denitrification[J]. *Nature*, 2006, 440(7086): 918–921.
- [11] Islas-Lima S, Thalasso F, Gómez-Hernández J. Evidence of anoxic methane oxidation coupled to

- denitrification[J]. *Water Research*, 2004, 38(1): 13–16.
- [12] Modin O, Fukushi K, Yamamoto K. Denitrification with methane as external carbon source[J]. *Water Research*, 2007, 41(12): 2726–2738.
- [13] Ettwig KF, Shima S, Van de Pas-Schoonen KT, et al. Denitrifying bacteria anaerobically oxidize methane in the absence of *Archaea*[J]. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(11): 3164–3173.
- [14] 韩冰, 苏涛, 李信, 等. 甲烷氧化菌及甲烷单加氧酶的研究进展[J]. *生物工程学报*, 2008, 24(9): 1511–1519.
- [15] Zehnder AJB, Brock TD. Methane formation and methane oxidation by methanogenic bacteria[J]. *Journal of Bacteriology*, 1979, 137(1): 420–432.
- [16] Valentine DL, Reeburgh WS. New perspectives on anaerobic methane oxidation[J]. *Environmental Microbiology*, 2000, 2(5): 477–484.
- [17] Hinrichs KU, Summons RE, Orphan V, et al. Molecular and isotopic analysis of anaerobic methane-oxidizing communities in marine sediments[J]. *Organic Geochemistry*, 2000, 31(12): 1685–1701.
- [18] Hinrichs KU, Boetius A. The anaerobic oxidation of methane: new insights in microbial ecology and biogeochemistry[A] // Wefer G, Billett D, Hebbeln D, et al. *Ocean Margin Systems*[M]. Heidelberg: Springer-Verlag, 2002: 457–477.
- [19] Moran JJ, Beal EJ, Vrentas JM, et al. Methyl sulfides as intermediates in the anaerobic oxidation of methane[J]. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(1): 162–173.
- [20] Rhee GY, Fuhs GW. Wastewater denitrification with one-carbon compounds as energy source[J]. *Journal Water Pollution Control Federation*, 1978, 50(9): 2111–2119.
- [21] Ettwig KF, van Alen T, van de Pas-Schoonen KT, et al. Enrichment and molecular detection of denitrifying methanotrophic bacteria of the NC10 phylum[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(11): 3656–3662.
- [22] Alperin MJ, Reeburgh WS. Inhibition experiments on anaerobic methane oxidation[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1985, 50(4): 940–945.
- [23] Borowski WS, Hoehler TM, Alperin MJ, et al. Significance of anaerobic methane oxidation in methane-rich sediments overlying the Blake Ridge gas hydrates[J]. *Ocean Drilling Program*, 2000, 164: 87–99.
- [24] Boetius A, Ravensschlag K, Schubert CJ, et al. A marine microbial consortium apparently mediating anaerobic oxidation of methane[J]. *Nature*, 2000, 407(6804): 623–626.
- [25] Panganiban AT Jr, Patt TE, Hart W, et al. Oxidation of methane in the absence of oxygen in lake water samples[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1979, 37(2): 303–309.
- [26] Reeburgh WS, Ward BB, Whalen SC, et al. Black Sea methane geochemistry[J]. *Deep-Sea Research Part A Oceanographic Research Papers*, 1991, 38(Suppl 2): S1189–S1210.
- [27] Zehnder AJB, Brock TD. Anaerobic methane oxidation: occurrence and ecology[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1980, 39(1): 194–204.
- [28] Whiticar MJ. Isotope evidence of anaerobic methane oxidation in sediments[J]. *Abstracts of Papers of the American Chemical Society*, 1987, 193: 72.
- [29] Valentine DL. Biogeochemistry and microbial ecology of methane oxidation in anoxic environments: a review[J]. *Antonie Van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology*, 2002, 81(1/4): 271–282.
- [30] Houbroun E, Torrijos M, Capdeville B. An alternative use of biogas applied at the water denitrification[J]. *Water Science and Technology*, 1999, 40(8): 115–122.
- [31] Hu SH, Zeng RJ, Burow LC, et al. Enrichment of denitrifying anaerobic methane oxidizing microorganisms[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2009, 1(5): 377–384.
- [32] Whittenb R, Phillips KC, Wilkinso JF. Enrichment, isolation and some properties of methane-utilizing bacteria[J]. *Journal of General Microbiology*, 1970, 61(2): 205–218.
- [33] Takeda K, Tonouchi A, Takada M, et al. Characterization of cultivable methanotrophs from



- paddy soils and rice roots[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2008, 54(6): 876–885.
- [34] 罗明芳, 吴昊, 王磊, 等. 含有甲烷氧化菌的混合菌群特性研究[J]. *微生物学报*, 2007, 47(1): 103–109.
- [35] Dunfield PF, Yuryev A, Senin P, et al. Methane oxidation by an extremely acidophilic bacterium of the phylum Verrucomicrobia[J]. *Nature*, 2007, 450(7171): 879–882.
- [36] Pol A, Heijmans K, Harhangi HR, et al. Methanotrophy below pH 1 by a new Verrucomicrobia species[J]. *Nature*, 2007, 450(7171): 874–878.
- [37] Michaelis W, Seifert R, Nauhaus K, et al. Microbial reefs in the Black Sea fueled by anaerobic oxidation of methane[J]. *Science*, 2002, 297(5583): 1013–1015.
- [38] Orphan VJ, House CH, Hinrichs KU, et al. Multiple archaeal groups mediate methane oxidation in anoxic cold seep sediments[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(11): 7663–7668.
- [39] Treude T, Krüger M, Boetius A, et al. Environmental control on anaerobic oxidation of methane in the gassy sediments of Eckernförde Bay (German Baltic)[J]. *Limnology and Oceanography*, 2005, 50(6): 1771–1786.
- [40] 闵航, 谭玉龙, 吴伟祥, 等. 一个厌氧甲烷氧化菌菌株的分离、纯化和特征研究[J]. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2002, 28(6): 619–624.
- [41] 王晓丽, 于建国. 一个甲烷氧化菌株的分离、鉴定及其特性研究[J]. *微生物学通报*, 2008, 35(6): 934–938.

## 编辑部公告

### 关于《微生物学通报》专题刊申请的通知

当前,随着生物技术的飞速发展,微生物学涵盖的领域越来越广,交叉学科的研究也越来越受到关注。除了已有的微生物学、病毒学、基因工程、细胞工程、酶工程、发酵工程之外,基因组学、代谢工程、纳米科学、生物炼制、生物质能等也逐步成为微生物学研究的热门领域。为了更加系统、集中地反映各个领域的研究成果,以及该领域学科的热点难点问题,充分发挥《微生物学通报》的学科引领和导向作用,促进学科发展,为某个领域的科研人员提供一个交流的平台,《微生物学通报》编委会决定自2008年起,每年出版一定数量的专题刊。专题刊将系统地反映微生物学相关领域或新学科生长点的最新进展,及时介绍国内外微生物相关前沿领域的突破性成果,以及面向国家和社会发展需要并具有重大应用前景的研究成果。真诚欢迎本领域各学科的学术带头人,申请并组织专题刊。申请得到编委会批准后,申请人将被邀请担任本专题刊的特邀编辑,负责组织稿件、确定审稿专家,并撰写专题刊序言。

根据专刊工作计划,现将有关事项通知如下:

1. 专刊申请的有关规定附在通知的下面,请申请者仔细阅读;
2. 提交形式: 请到我刊主页(<http://journals.im.ac.cn/wswxtbcn>)的“下载专区”下载专题刊申请表; 填写好之后,以 E-mail 附件的形式发送到编辑部信箱: [tongbao@im.ac.cn](mailto:tongbao@im.ac.cn), 请在邮件主题中注明: “专题刊申请”字样;
3. 申请者如有疑问,请咨询编辑部。联系方式: Tel: 010-64807511; E-mail: [tongbao@im.ac.cn](mailto:tongbao@im.ac.cn)