

原核微生物的硫功能菌

万云洋^{1*} 赵国屏²

- (1. 中国石油大学(北京)地球科学学院 油气资源与探测国家重点实验室 油气污染防治北京市重点实验室
北京 102249)
(2. 中国科学院上海生命科学研究院 上海 200032)

摘要: 总结迄今已经发现鉴定的原核微生物中硫菌 48 属 150 多种, 绿硫菌 6 属 20 余种, 紫硫菌 33 属近百种, 硫菌 23 属 56 种, 脱硫化功能菌 50 属 210 多种, 脱硫和脱硫化物功能菌 20 多属 50 多种, 硫歧化菌 1 属 3 种, 共计 170 余属 600 余种。这些硫菌根据功能分类, 大致上可以分成硫氧化、硫还原和硫歧化菌, 对于自然界硫循环起着至关重要的作用。

关键词: 硫, 硫化物, 硫菌, 硫酸盐还原菌, 硫氧化菌, 硫歧化菌

Research on sulfur microorganisms in prokaryotes

WAN Yun-Yang^{1*} ZHAO Guo-Ping²

- (1. State Key Laboratory of Petroleum Resources and Prospecting, Beijing Key Laboratory of Petroleum Pollution and Control, College of Geosciences, China University of Petroleum, Beijing 102249, China)
(2. Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China)

Abstract: This paper concludes totally more than 600 species in 170 genera of sulfur-circulating prokaryotes, including more than 150 species in 48 genera with *thium*, more than 20 species in 6 genera belong to green sulfur bacteria, nearly 100 species in 33 genera belong to purple sulfur bacteria, 56 species in 23 genera with *sulfur*, more than 210 species in 50 genera with desulfurization (sulfate reduction), and 3 species and 1 genus with sulfur dismutation. According to the properties of these sulfur-circulating prokaryotes, they are classified as sulfur oxidation, sulfur reduction and sulfur dismutation and of vital importance to sulfur circulation in nature.

Keywords: Sulfur, Sulfide, *Thium*-microorganism, Sulfate-reducing prokaryotes, Sulfur-oxidizing prokaryotes, Sulfur-dismutating prokaryotes

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 41373086); National Science and Technology Major Project (No. 2016ZX05050011, 2016ZX05040002); Beijing Higher Education Young Elite Teacher Project (No. YETP0670); Beijing Nova Program Interdisciplinary Studies Cooperative Projects (No. Z161100004916033)

*Corresponding author: Tel: 86-10-89732230; E-mail: wanyunyang@cup.edu.cn

Received: September 25, 2016; Accepted: January 04, 2017; Published online (www.cnki.net): April 10, 2017

基金项目: 国家自然科学基金项目(No. 41373086); 国家重大科技专项项目(No. 2016ZX05050011, 2016ZX05040002); 北京市青年英才计划项目(No. YETP0670); 北京市科技新星交叉合作课题(No. Z161100004916033)

*通讯作者: Tel: 86-10-89732230; E-mail: wanyunyang@cup.edu.cn

收稿日期: 2016-09-25; 接受日期: 2017-01-04; 优先数字出版日期(www.cnki.net): 2017-04-10

硫功能菌根据氧化还原特征可以分成硫的氧化、硫的还原和硫的歧化三大类,进一步可以细分为对硫的某种类型进行划分,比如单质硫(元素硫)、硫化物、硫酸盐(含亚硫酸盐和硫代硫酸盐等)、有机硫(如硫胺)等。硫功能菌是一类迄今仍然非常神奇和非凡的微生物。迄今最大的细菌,碲珍珠菌属唯一的菌种,纳米比亚碲珍珠菌^[1]最大可达 750 μm (0.75 mm),肉眼可见,比结肠埃希氏菌或纤细杆菌要大 300 万倍,比最近发现的超微细菌^[2]大 3 000 多万倍。

自从 1888 年乌克兰-俄罗斯微生物生态学家维诺格拉德斯基(1856-1953 年)首次报道了 5 个硫功能菌属以来,得到《国际系统细菌学期刊》/《国际系统和进化微生物学期刊》(IJSB/IJSEM)等合格发表的硫循环原核微生物,迄今已有 170 多属、至少 600 余种^[3]。对于这些种属进行一定的梳理,对于理解硫的循环和启迪今后的相关研究已经显得十分紧迫和必要^[4-5],本文从菌名出发,梳理硫的几大功能菌,抛砖引玉,以飨业界。

1 碲菌

维诺格拉德斯基在 1888 年启用了希腊文名词 *theion* 及其拉丁文译字 *thium* 作为碲菌名,这种影响一直延至今日,已有近 50 属之多,占已经鉴定

硫功能菌属的三分之一。有意思的是,相比其它属种^[6-7],这些菌属中涉及到的菌种并不多,仅约 150 多种,进化距离较大。从实际情况来看,该词多用于产硫(硫氧化)定名。表 1 中菌属全部为细菌域。

表 1 中贝日阿托氏菌属(*Beggiatoa*)菌名中并无硫,但其可能是世界上第一种硫氧化菌,石营(无机营养)方式生长,因此放置于此。同时也表示,不以碲/硫定名的菌,也可以具有硫氧化/硫还原的功能,在下文中还有论述。种名中,含碲的也不在少数,以模式种为例有 13 种(表 2)。

因此,关注硫/碲功能菌,不宜仅关注属名中是否含硫/碲,种名(菌名)也应当关注。换句话说,表 2 中提及的多菌属,尽管并不在本文探讨的重点之中,但并不能由此否定其硫循环功能。

另一个应当关注的是,菌种数量可能是一个动态的过程,比如拜叶林(Beijerinck) 1904 年最初发现的碲杆菌属(*Thiobacillus*),此属曾经有 22 种之多,但目前留在此属中的不过 5 种,模式种排碲杆菌在贝塔-变形菌纲中。其它分属到了阿尔法-、贝塔-、伽马-三个变形菌纲中,另有 8 种 2000 年已经重新归属到伽马-变形菌纲的三属中,即酸碲杆菌属(*Acidithiobacillus*)、卤碲杆菌属(*Halothiobacillus*)和热碲杆菌属(*Thermithiobacillus*)。

表 1 合格发表的碲菌^a

Table 1 *Thium*-microorganisms as valid publication^a

序号 No.	年 Year	域 ^b Domain ^b	中文菌属 Chinese genus	拉丁文菌属 Latin genus	种数/种 Number/species	功能 Function
1	1842	细	贝日阿托氏菌属 ^c	<i>Beggiatoa</i>	1	硫氧化/同化
2	1888	细	碲胶囊菌属	<i>Thiocapsa</i>	7	产硫,紫硫细菌,厌氧
3	1888	细	碲腺菌属	<i>Thiocystis</i>	6	产硫,紫硫细菌,厌氧
4	1888	细	碲网菌属	<i>Thiodictyon</i>	2	产硫,紫硫细菌,厌氧
5	1888	细	碲平菌属	<i>Thiopedia</i>	1	产硫,紫硫细菌,厌氧
6	1888	细	碲小螺体属	<i>Thiospirillum</i>	1	产硫,紫硫细菌,厌氧
7	1888	细	碲发菌属	<i>Thiothrix</i>	9	产硫
8	1904	细	碲杆菌属 ^d	<i>Thiobacillus</i>	22	产硫
9	1907	细	碲辨菌属	<i>Thioploca</i>	4	产硫
10	1913	细	碲小卵菌属	<i>Thiovulum</i>	1	产硫

(待续)

(续表)

11	1914	细	硫螺体属	<i>Thiospira</i>	1	产硫
12	1936	细	外硫玫瑰螺体属	<i>Ectothiorhodospira</i>	12	产硫
13	1972	细	硫微螺体属	<i>Thiomicrospira</i>	11	产硫
14	1984	细	硫球菌属	<i>Thiosphaera</i>	1	产硫
15	1989	细	硫小杆菌属	<i>Thiobacterium</i>	1	产硫
16	1993	细	硫玫瑰菌属	<i>Thiorhodovibrio</i>	1	产硫, 紫硫细菌, 厌氧
17	1997	细	硫单胞菌属	<i>Thiomonas</i>	8	产硫
18	1998	细	硫果菌属	<i>Thiococcus</i>	1	产硫, 紫硫细菌, 厌氧
19	1998	细	硫卤胶囊菌属	<i>Thiohalocapsa</i>	2	产硫, 紫硫细菌, 厌氧
20	1998	细	硫亮卵菌属	<i>Thiolamprovum</i>	1	产硫, 紫硫细菌, 厌氧
21	1998	细	硫玫瑰果菌属	<i>Thiorhodococcus</i>	5	产硫, 紫硫细菌, 厌氧
22	1999	细	硫珍珠菌属	<i>Thiomargarita</i>	1	产硫
23	1999	细	硫玫瑰螺体属	<i>Thiorhodospira</i>	1	产硫, 紫硫细菌, 厌氧
24	2000	细	酸硫杆菌属	<i>Acidithiobacillus</i>	6	产硫/氧化
25	2000	细	卤硫杆菌属	<i>Halothiobacillus</i>	4	产硫, 紫硫细菌, 耗氧
26	2000	细	热硫杆菌属	<i>Thermithiobacillus</i>	1	产硫
27	2000	细	硫碱果菌属	<i>Thioalkalicoccus</i>	1	产硫, 紫硫细菌, 厌氧
28	2001	细	硫碱微菌属	<i>Thioalkalimicrobium</i>	4	产硫
29	2001	细	硫碱弧菌属	<i>Thioalkalivibrio</i>	1	产硫
30	2001	细	硫黄果菌属	<i>Thioflavococcus</i>	1	产硫, 紫硫细菌, 厌氧
31	2002	细	硫碱螺体属	<i>Thioalkalispira</i>	1	产硫
32	2002	细	硫橄菌属	<i>Thiobaca</i>	1	产硫, 紫硫细菌, 厌氧
33	2005	细	硫杆菌属	<i>Thiobacter</i>	1	产硫
34	2005	细	硫槌菌属	<i>Thioclava</i>	2	硫氧化
35	2005	细	硫还原菌属	<i>Thioreductor</i>	1	硫还原
36	2005	细	硫幡菌属	<i>Thiovirga</i>	1	产硫, 紫硫细菌, 耗氧
37	2007	细	外硫玫瑰弯菌属	<i>Ectothiorhodosinus</i>	1	产硫
38	2007	细	硫卤单胞菌属	<i>Thiohalomonas</i>	2	利用
39	2007	细	嗜硫卤菌属	<i>Thiohalophilus</i>	1	利用
40	2008	细	硫豆菌属	<i>Thiofaba</i>	1	产硫, 紫硫细菌, 耗氧
41	2008	细	硫卤杵菌属	<i>Thiohalorhabdus</i>	1	产硫
42	2008	细	硫卤螺体属	<i>Thiohalospira</i>	2	产硫
43	2008	细	硫棕果菌属	<i>Thiophaeococcus</i>	2	硫还原
44	2009	细	硫碱杆菌属	<i>Thioalkalibacter</i>	1	利用硫化合物, 紫硫细菌, 耗氧
45	2010	细	硫卤杆菌属	<i>Thiohalobacter</i>	1	产硫
46	2010	细	硫深渊菌属	<i>Thiopfundum</i>	2	硫氧化
47	2011	细	硫素菌属	<i>Thioalbus</i>	1	硫氧化
48	2015	细	硫粒菌属	<i>Thiogramum</i>	1	产硫

注: ^a: 中文菌属名加粗以显示专一性和现行有效性, 下表同; ^b: 域是生物分类学中最高的级别, “细”表示细菌域, 下表同; ^c: 可能是世界上最先发现的硫氧化菌, 氧化硫化氢, 并在细胞内转变为小硫滴; ^d: 区别于 1991 硫杆菌属(*Sulfobacillus*)。

Note: ^a: Genera names with bolded Chinese characters to express its specificity and validity, same in the following tables; ^b: A domain is as the highest taxonomic rank in biological taxonomy where xi as a bacteria domain, same in the following tables; ^c: Probably first found sulfur-oxidizing bacteria in the world, oxidizing hydrogen sulfide to sulfur droplet in intracellular; ^d: Distinguished from genus *Sulfobacillus* published in 1991.

表 2 模式种中的硫功能菌^a
Table 2 Sulfur microorganisms in type species^a

序号 No.	年 Year	中文菌名 Chinese name	拉丁文菌名 Latin name	地位 Standing	功能 Function
1	1981	产硫热发菌	<i>Thermothrix thiopara</i>	模式种	产硫
2	1994	硫环链果菌	<i>Catenococcus thiocycli</i>	模式种	产硫
3	1996	硫氧化博斯氏菌	<i>Bosea thiooxidans</i>	模式种	硫氧化
4	1997	硫醇生脱硫化胶囊菌	<i>Desulfocapsa thiozymogenes</i>	模式种	产硫
5	2000	硫氧化酸硫杆菌	<i>Acidithiobacillus thiooxidans</i>	模式种	硫氧化
6	2000	硫氧化玫瑰泡碱杆菌	<i>Roseinatronobacter thiooxidans</i>	模式种	硫氧化
7	2001	硫氧化池杆菌	<i>Limnobacter thiooxidans</i>	模式种	硫氧化
8	2001	嗜生三氯杆菌	<i>Trichlorobacter thiogenes</i>	模式种	产硫
9	2004	硫氧化奥拓氏菌	<i>Ottowia thiooxydans</i>	模式种	硫氧化
10	2006	硫氧化柠檬胞菌	<i>Citricella thiooxidans</i>	模式种	硫氧化
11	2011	硫氧化酸铁杆菌	<i>Acidiferrobacter thiooxydans</i>	模式种	硫氧化
12	2011	硫氧化池杆菌	<i>Limnobacter thiooxidans</i>	模式种	硫氧化
13	2012	嗜硫磁螺体	<i>Magnetospira thiophila</i>	模式种	硫同化

注：^a：中文菌名加粗以显示专一性和现行有效性。

Note: ^a: Bolded Chinese microbial names to express its specificity and validity.

2 紫硫细菌和绿硫细菌

表 1 中已经提及了 18 属 30 多种紫硫细菌，除此以外，属名中不含硫/硫的，也可能是紫硫细菌或绿硫细菌(表 3)。

表 1 和表 3 中绝大部分紫硫细菌来自**色菌目色菌科**(现有 28 属)，以及**外硫玫瑰螺体科**(现有 15 属)、**粒果菌科**(现有 1 属)、**卤硫杆菌科**(现有 4 属)和**硫碱螺体科**(现有 3 属)。紫硫细菌一般是厌氧或微好氧，虽然进行光合作用，但是并不利用水作为还原剂，因此并不产生氧气，而是利用硫化氢作为还原剂生产硫。**色菌科**和**外硫玫瑰螺体科**的主要功能差异在于产生硫的方式，前者在细胞内形成硫粒，后者在细胞外形成硫粒。需要指出的是，表 1 中**卤硫杆菌科**的 4 属，如**卤硫杆菌属**(*Halothiobacillus*)，虽也被称为紫硫细菌，但是不进行光合作用，需要氧气才能生长，是严格好氧的，但是极端嗜卤。

绿硫细菌是属于绿菌门绿菌纲**绿菌科**的光合自营细菌，目前只有 6 属(表 3)。绿硫细菌是一类严格厌氧的光合自营细菌，与**外硫玫瑰螺体科**的紫硫细菌一样，产硫粒于细胞外。

3 硫菌

从可查的文献来看，嗜热菌研究的先锋人物之一的美国微生物学家布劳克(Brock)在 1972 年首先报道和启用硫菌(*sulfur-uris*，实际上应当是 *sulphur*)定名的种属，迄今也已有 23 属，60 多种(表 4)。从实际情况来看，一个简单的规律是该词单独使用时多用于硫氧化，与脱(*de-*)复合时，基本表示硫还原菌属的定名(另见下 4-7 部分)(表 4)。与硫菌(表 1)不同的是，硫菌中至少有 4 属是古菌(表 4)。

种名中用的较少，模式种目前仅两种：1993 年新合并的模式种**热硫生热厌氧小杆菌**(*Thermoanaerobacterium thermosulfurigenes*)和 2005 年定的模式种**嗜硫石单胞菌**(*Petrimonas sulfuriphila*)。

4 脱硫化功能菌(硫酸盐还原细菌)

可能是德国微生物学家维德尔(Widdel)在 1981 年首次明确定义脱硫化(*desulfo*) (拉丁文前缀 *de+* 新拉丁文前缀 *sulfo-*)菌属，来反映微生物对硫酸盐的还原，现在一般沿用这种定义。但早在 1936 年荷兰微生物生物化学家克鲁维(Kluyver)和其杰出的学生凡涅(van Niel)就已经使用该词，定名**脱硫化弧**

表 3 合格发表的紫硫细菌和绿硫细菌^a
Table 3 Purple sulfur bacteria and green sulfur bacteria as valid publication^a

序号 No.	年 Year	域 ^b Domain ^b	中文菌属 ^c Chinese genus ^c	拉丁文菌属 Latin genus	种数/种 Number/species	功能 Function
1	1906	细	绿菌属	<i>Chlorobium</i>	8	绿硫细菌, 硫氧化, 厌氧
2	1913	细	淖网菌属 ^d	<i>Pelodictyon</i>	4	绿硫细菌
3	1970	细	突柄绿菌属	<i>Prosthecochloris</i>	2	绿硫细菌, 硫氧化, 厌氧
4	1971	细	臂绿菌属	<i>Ancalochloris</i>	1	绿硫细菌, 硫氧化, 厌氧
5	1985	细	绿滑菌属	<i>Chloroherpeton</i>	1	绿硫细菌, 硫氧化, 厌氧
6	2003	细	绿茎菌属^e	<i>Chlorobaculum</i>	4+1	绿硫细菌, 硫氧化, 厌氧
7	1852	细	色菌属	<i>Chromatium</i>	13	紫硫细菌
8	1886	细	亮腺菌属	<i>Lamprocystis</i>	2	紫硫细菌
9	1892	细	亚硝化果属	<i>Nitrosococcus</i>	2	紫硫细菌
10	1988	细	亮杆菌属	<i>Lamprobacter</i>	1	紫硫细菌
11	1988	细	海色菌属	<i>Marichromatium</i>	5	紫硫细菌
12	1996	细	杵色菌属	<i>Rhabdochromatium</i>	1	紫硫细菌
13	1998	细	异色菌属	<i>Allochromatium</i>	5	紫硫细菌
14	1998	细	变杆菌属	<i>Amoebobacter</i>	4	紫硫细菌
15	1998	细	卤色菌属	<i>Halochromatium</i>	3	紫硫细菌
16	1998	细	等色菌属	<i>Isochromatium</i>	1	紫硫细菌
17	1998	细	热色菌属	<i>Thermochromatium</i>	1	紫硫细菌
18	1999	细	芬尼氏菌属 ^f	<i>Pfennigia</i>	1	紫硫细菌
19	2002	细	莱茵海默氏菌属	<i>Rheinheimera</i>	16	紫硫细菌
20	2012	细	棕色菌属	<i>Phaeochromatium</i>	1	紫硫细菌

注：^a：表 1 中已经列示的紫硫细菌不再此重复；^b：同表 1；^c：中文菌属名加粗以显示专一性和现行有效性，正常字体表示已经被归属或合并失效；^d：2003 年该属 3 种已被合并到绿菌属，但**褐色淖网菌**(*Pelodictyon phaeum*)尚未确定归属；^e：对于已经遗失的模式菌株 DSM 1377，有人建议 UdG 6026 可以胜任；^f：此属名正常字体表示已经失效，2001 年已被归属/合并到**亮腺菌属**。

Note: ^a: Purple sulfur bacteria listed in Table 1 not repeated here; ^b: Same as Table 1; ^c: Genera names with bolded Chinese characters to express specificity and validity; ^d: Three species of this genera were transferred to *Chlorobium*, however, *Pelodictyon phaeum* was not transferred to either *Chlorobium* or another genus; ^e: The type strain of *Chlorobium chlorovibrioides*, DSM 1377 has been lost, and a new isolate, UdG 6026, was assigned to this species; ^f: Normal characters to express its non-valid standing and was transferred to *Lamprocystis* in 2001.

菌属(*Desulfovibrio*)，表示对硫化化合物的还原，而 1965 年**脱硫化肠菌属**(*Desulfotomaculum*)则已经十分明确是对硫酸盐进行还原，表示原核生物对硫酸盐的异化还原，即通俗说法的硫酸盐还原细菌(SRB)。应当说硫酸盐还原细菌(SRB)已经不再确切了，因为发现一些古菌也具有硫酸盐还原能力，因此国际上也有人称为硫酸盐还原原核微生物(SRP)，或者单独称硫酸盐还原细菌(SRB)和硫酸盐还原古菌(SRA)。需要指出的是，中文中以往对硫酸盐还原细菌经常不区分的说成“硫酸盐还原菌”，恰好中文中的“菌”已不具体指代细菌、古菌或真菌，发展至今，在中文语境中说硫酸盐还原菌仍然是可以接受

的，但绝对不可以理解为只有细菌具备硫酸盐还原的能力。因此，本文中的硫酸盐还原菌等同于硫酸盐还原原核微生物。

硫酸盐还原菌是所有硫功能菌中研究最为热门和透彻的。但即使如此，到底有多少属多少种硫酸盐还原菌，迄今仍然较为模糊。以《自然》(*Nature*)子刊 2008 年报道说是 32 属^[8]，《应用微生物学进展》(*Advances in Applied Microbiology*) 2009 年报道说是约 260 种 60 属^[9] (显然 2008–2009 年这一年内并没有如此多的新发现，而是统计方法出入)。截止 2015 年，仅是以脱硫化命名的功能菌已定有 50 属，220 多种(表 5)，这些菌属全部是

表 4 硫菌列表
Table 4 List of sulfur microorganisms

序号 No.	年 Year	域 ^a Domain ^a	中文菌属名 Chinese genus	拉丁文菌属名 Latin genus	种数/种 Number/species	功能 Function
1	1972	古	硫叶菌属 ^b	<i>Sulfolobus</i>	8	硫氧化
2	1991	细	硫化杆菌属 ^c	<i>Sulfobacillus</i>	6	硫氧化
3	1993	细	脱硫菌属	<i>Desulfurella</i>	4	硫还原
4	1993	细	硫小螺体属	<i>Sulfurospirillum</i>	8	元素硫还原
5	1995	细	脱硫葡菌属	<i>Desulfacinum</i>	2	硫酸盐还原
6	1995	古	硫果菌属 ^d	<i>Sulfurococcus</i>	2	硫氧化
7	1997	古	恐硫果菌属 ^e	<i>Sulfophobococcus</i>	1	无
8	1998	古	硫球菌属 ^f	<i>Sulfurisphaera</i>	1	硫代谢
9	2003	细	硫氢菌属	<i>Sulfurihydrogenibium</i>	5	硫同化
10	2003	细	硫单胞菌属 ^g	<i>Sulfurimonas</i>	4	硫氧化
11	2004	细	硫曲菌属	<i>Sulfuricurvum</i>	1	硫同化
12	2004	细	硫卵菌属 ^h	<i>Sulfurovum</i>	2	硫氧化
13	2006	细	硫幡菌属	<i>Sulfurivirga</i>	1	硫氧化
14	2007	细	脱硫孢菌属	<i>Desulfurispora</i>	1	硫化物还原
15	2008	细	脱硫弧菌属	<i>Desulfurivibrio</i>	1	硫化物还原
16	2010	细	脱硫螺体属	<i>Desulfurispira</i>	1	硫还原
17	2010	细	脱硫小螺体属	<i>Desulfurispirillum</i>	2	元素硫还原
18	2014	细	脱硫杆菌属	<i>Desulfuribacillus</i>	1	硫还原
19	2010	细	硫胞菌属	<i>Sulfuricella</i>	1	硫氧化
20	2011	细	硫针菌属	<i>Sulfuritalea</i>	1	硫氧化
21	2012	细	热硫单胞菌属	<i>Thermosulfurimonas</i>	1	硫氧化
22	2014	细	脱硫杆菌属	<i>Desulfuribacillus</i>	1	硫还原
23	2014	细	硫体属	<i>Sulfurisoma</i>	1	硫氧化

注：^a：域是生物分类学中最高的级别，“古”表示古菌域，“细”表示细菌域；^b：此属是硫的氧化生物；^c：此属是硫的氧化生物，区别于 1904 年 *Thiobacillus* 属；^d：区别于 1998 年的 *Thiococcus* 属；^e：对硫恐惧的菌属，此属可能是以硫定名中惟一不具备硫功能的菌属；^f：区别于 1984 年的 *Thiosphaera* 属；^g：区别于 1997 年的 *Thiomonas* 属 8 种；^h：区别于 1913 年的 *Thiovulum* 属，此属已定 1 种。

Note: ^a: A domain is the highest taxonomical rank in biological taxonomy and here Gu as Archaea and Xi as Bacteria; ^b: Sulfur-oxidizing microorganisms; ^c: Sulfur-oxidizing microorganisms, distinguished from *Thiobacillus* published in 1904; ^d: Distinguished from *Thiococcus* published in 1998; ^e: Sulfur fearing genus probably sole genus in all genera named with sulfur but without sulfur-function; ^f: Distinguished from *Thiosphaera* published in 1984; ^g: Distinguished from *Thiomonas* published in 1997; ^h: Distinguished from *Thiovulum* published in 1913.

细菌域的，除了硫化杆菌属(*Sulfobacillus*) (表 4)是硫氧化，其它都是名副其实的硫酸盐还原细菌(SRB)，分别占硫功能菌种属的三分之一和五分之二强，俨然是硫功能菌研究中的热门。

虽然这些菌属以硫酸盐还原著称，但实际上，有些菌种是可以进行其它反应的，如脱硫化微菌属(*Desulfomicrobium*)^[10]和脱硫化弧菌属(*Desulfovibrio*)中的一些菌也可以利用硫作为电子受体(即成为所谓的硫还原细菌)。另外，虽非本文的主题，必须指出的是，硫酸盐还原细菌以此为主体，但并不局限于此。

5 脱硫和硫化物功能菌

如下菌属在功能特点上与上述类似[上述是定义在硫酸盐还原，而如下菌属则是在硫化物(Sulfur compounds)]还原。虽然硫化物和硫化物在中文或外文语境中有时有混用，但硫化物在化学中的一般意义是指无机硫化物，而且是二价硫离子无机化合物，而硫化物则可包含有机含硫化物和无机含硫化物。

硫还原细菌(SRB) (表 6)与硫酸盐还原细菌(SRB) (表 5)在英文简称中是一样的，无论在中外，

表 5 脱硫化菌属列表^a
Figure 5 List of *desulfo*-genera^a

序号 No.	年 Year	中文菌属名 Chinese genus	拉丁文菌属名 Latin genus	种数/种 Number/species	亚种数/亚种 Number/subspecies
1	1936	脱硫化弧菌属 ^b	<i>Desulfovibrio</i>	65	8
2	1965	脱硫化肠菌属	<i>Desulfotomaculum</i>	32	2
3	1981	脱硫化杆菌属	<i>Desulfobacter</i>	6	
4	1981	脱硫化球茎菌属	<i>Desulfobulbus</i>	7	
5	1981	脱硫化果菌属	<i>Desulfococcus</i>	2	
6	1981	脱硫化线菌属	<i>Desulfonema</i>	3	
7	1981	脱硫化八球菌属	<i>Desulfosarcina</i>	3	
8	1988	脱硫化小杆菌属	<i>Desulfobacterium</i>	9	
9	1991	脱硫化卤菌属	<i>Desulfohalobium</i>	2	
10	1991	脱硫化念珠菌属	<i>Desulfomonile</i>	2	
11	1994	脱硫化微菌属	<i>Desulfomicrobium</i>	2	
12	1994	热脱硫化弧菌属 ^c	<i>Thermodesulfovibrio</i>	5	
13	1995	热脱硫化小杆菌属	<i>Thermodesulfobacterium</i>	5	
14	1996	脱硫化棒菌属	<i>Desulfofustis</i>	1	
15	1996	热脱硫化杵菌属	<i>Thermodesulforhabdus</i>	1	
16	1997	脱硫化胶囊菌属	<i>Desulfocapsa</i>	2	
17	1997	脱硫化泡碱弧菌属	<i>Desulfonatronovibrio</i>	4	
18	1997	脱硫化杵菌属	<i>Desulforhabdus</i>	1	
19	1997	脱硫化螺体属	<i>Desulfospira</i>	1	
20	1997	脱硫化孢弯菌属	<i>Desulfosporosinus</i>	8	
21	1998	脱硫化泡碱菌属	<i>Desulfonatronum</i>	7	
22	1999	脱硫化橄菌属 ^d	<i>Desulfobacca</i>	1	
23	1999	脱硫化胞菌属	<i>Desulfocella</i>	1	
24	1999	脱硫化豆菌属	<i>Desulfofaba</i>	3	
25	1999	脱硫化冷菌属	<i>Desulfofrigus</i>	2	
26	1999	脱硫化秆菌属	<i>Desulforhopalus</i>	2	
27	1999	脱硫化针菌属	<i>Desulfotalea</i>	2	
28	2000	脱硫化小橄菌属	<i>Desulfobacula</i>	2	
29	2000	脱硫化幡菌属	<i>Desulfovirga</i>	1	
30	2001	脱硫化尺菌属	<i>Desulforegula</i>	1	
31	2001	脱硫化枝菌属	<i>Desulfotignum</i>	3	
32	2003	脱硫化航海菌属	<i>Desulfonauticus</i>	2	
33	2004	热脱硫化菌属 ^e	<i>Thermodesulfobium</i>	1	

(待续)

(续表)

34	2006	脱硫小弓菌属	<i>Desulfarculus</i>	1
35	2006	脱硫化集菌属	<i>Desulfoglaeba</i>	1
36	2006	脱硫化热菌属	<i>Desulfothermus</i>	2
37	2007	脱硫化柱菌属	<i>Desulfopila</i>	2
38	2007	脱硫化螺菌属	<i>Desulfovermiculus</i>	2
39	2007	脱硫化小幡菌属	<i>Desulfoviregula</i>	1
40	2008	脱硫化月芽菌属	<i>Desulfoluna</i>	2
41	2008	脱硫化泡碱螺体属	<i>Desulfonatronospira</i>	2
42	2009	脱硫化香肠菌属	<i>Desulfobotulus</i>	2
43	2009	脱硫化曲菌属	<i>Desulfocurvus</i>	2
44	2010	脱硫化盐单胞菌属	<i>Desulfosalsimonas</i>	1
45	2011	脱硫化体属	<i>Desulfosoma</i>	2
46	2012	脱硫化茎菌属	<i>Desulfobaculum</i>	1
47	2012	脱硫化泡碱杆菌属	<i>Desulfonatronobacter</i>	1
48	2013	脱硫化凸菌属	<i>Desulfoconvexum</i>	1
49	2014	脱硫化煤菌属	<i>Desulfocarbo</i>	1
50	2015	脱硫化李子菌属	<i>Desulfoprunum</i>	1

注：^a：硫酸盐还原细菌；^b：此属是对硫化物进行还原；^c：此属是对硫进行氧化，包含硫化物；^d：把“橄”的拉丁文阴性名词写成 *bacca* 十分罕见，应为 *bacca*；^e：此属是对硫化物进行还原。

Note: ^a: Sulfate-reducing bacteria; ^b: To reduce sulfur compounds; ^c: To oxidize sulfur including sulfide; ^d: It should be *bacca* instead of *bacca* with the meaning of olive as a Latin female name; ^e: To reduce sulfur compounds.

表 6 硫还原菌列表
Figure 6 List of sulfur-reducing prokaryotes

序号 No.	年 Year	域 Domain	中文菌属名 Chinese genus	拉丁文菌属名 Latin genus	种数/种 Number/species	功能 Function
1	1977		脱硫单胞菌属 ^a	<i>Desulfuromonas</i>	7	硫还原
2	1983	古	脱硫果菌属 ^b	<i>Desulfurococcus</i>	5	硫还原
3	1987	古	脱硫珍菌属 ^c	<i>Desulfuroglobus</i>	1	硫化物还原
4	1994		脱硫芭蕉菌属 ^d	<i>Desulfuromusa</i>	4	硫还原
5	1998		脱硫小杆菌属 ^a	<i>Desulfrobacterium</i>	3	硫还原
6	2008		脱硫杆菌属 ^a	<i>Dethiobacter</i>	1	硫化物还原

注：^a：此属是对硫进行还原的，可能包含硫化物(硫酸盐)；^b：此属是对硫进行还原的，包含硫化物(硫酸盐)；^c：此属是对硫化物进行还原的，包含硫酸盐，此属 1996 年归属到 1986 年定的酸亚纳斯菌属(*Acidianus*)，表明其它未以脱硫或脱硫化定名的菌属中，可能仍然包含这些功能特性的微生物；^d：此属是对硫进行还原的，可能包含硫化物，值得一提的是，在 2004 年被归属到脱硫化豆菌属(*Desulfofaba*)的 2001 年定名的脱硫化芭蕉菌属(*Desulfomusa*)，属名与 1994 年定的脱硫芭蕉菌属(*Desulfuromusa*)极为相似，容易产生混淆。

Note: ^a: To reduce sulfur, probably including sulfide (sulfate); ^b: To reduce sulfur including sulfide (sulfate); ^c: To reduce sulfur compounds including sulfate. This genus was combined to *Acidianus* (1986) in 1996 indicated that those not named with *desulfur/desulfo-* genera probably having microorganisms with these characteristics; ^d: To reduce sulfur and probably including sulfide. It deserves to be mentioning to distinguish from *Desulfomusa* with similar name and could be confused.

都有一定的混淆, 因为要精确地定义这些功能仍然复杂。严格地说, 硫还原细菌只还原硫(S⁰), 而硫酸盐还原细菌则是针对硫酸盐(SO₄²⁻), 但两者在生成的产物——硫化氢方面是一致的。而有些菌属, 如**弯曲杆菌属** (*Campylobacter*)、**假单胞菌属** (*Pseudomonas*)、**变形菌属**或**普罗狄斯菌属** (*Proteus*) 和**沙门氏菌属** (*Salmonella*)等, 除了能还原元素硫以外, 也能利用氧气或其它末端电子受体。当然, 硫还原细菌这种说法也已经不再精确, **脱硫果菌属**已经是古菌了(表 6), 硫还原菌或硫还原原核微生物(SRP)更加正确。

绿硫细菌(表 2)与硫还原细菌(表 6)可能存在协同共生关系, 因为绿硫细菌氧化硫化氢产生硫(S⁰),

而生成的硫则被硫还原细菌再次还原成硫化氢, 复又成为绿硫细菌的电子供体^[11]。最早发现具有硫还原功能的可能是 1977 年的**脱硫单胞菌属** (*Desulfuromonas*)^[12], 以及**脱硫菌属** (*Desulfurella*)、**地杆菌属** (*Geobacter*)和**淖杆菌属** (*Pelobacter*)^[13], 这些菌属将有机底物完全氧化为二氧化碳。还包括**硫小螺体属** (*Sulfurospirillum*)、**沃林氏菌属** (*Wolinella*)、**弯曲杆菌属** (*Campylobacter*) 和**希万氏菌属** (*Shewanella*)^[13], 这些菌属不能把有机底物完全氧化为二氧化碳。

另外, 还有用硫酸盐、亚硫酸盐、硫代硫酸盐、四连硫酸盐、硫酸、脱硫酸盐、脱硫化、脱磺化等菌属/种, 反映了这些菌属/种的功能特征(表 7)。

表 7 其它硫功能菌列表
Figure 7 List of other sulfur-function microorganisms

序号 No.	年 Year	中文菌属名 Chinese genus	拉丁文属名 Latin genus	数量/种 Number/species	功能 Function
1	1994	脱亚硫酸盐小杆菌属 ^a	<i>Desulfitobacterium</i>	6	亚硫酸盐还原
2	1996	亚硫酸盐杆菌属 ^a	<i>Sulfitobacter</i>	1	分解亚硫酸盐
3	1996	硫胺杆菌属 ^b	<i>Aneurinibacillus</i>	6	分解硫胺素
4	1997	脱碲代硫酸盐弧菌属 ^c	<i>Dethiosulfovibrio</i>	5	硫代硫酸盐还原
5	1999	脱磺化孢菌属 ^d	<i>Desulfonispora</i>	1	去磺化, 磺酸盐脱除
6	2004	脱硫酸盐杆菌属 ^e	<i>Desulfatibacillum</i>	2	硫酸盐还原
7	2004	热脱硫酸盐菌属 ^e	<i>Thermodesulfatator</i>	2	硫酸盐还原
8	2005	四碲杆菌属 ^f	<i>Tetrathioibacter</i>	2	氧化四连硫酸盐
9	2006	脱亚硫酸盐杆菌属 ^a	<i>Desulfitibacter</i>	1	亚硫酸盐还原
10	2007	脱硫酸盐杖菌属 ^e	<i>Desulfatiferula</i>	2	硫酸盐还原
11	2007	脱碲代硫酸盐杆菌属 ^c	<i>Dethiosulfatibacter</i>	1	硫代硫酸盐还原
12	2008	脱硫酸盐杆菌属 ^e	<i>Desulfatirhabdium</i>	1	硫酸盐还原
13	2008	热硫化物杆菌属 ^g	<i>Thermosulfidibacter</i>	1	硫化物(S ²⁻)的氧化
14	2010	脱亚硫酸盐孢菌属 ^a	<i>Desulfitispora</i>	1	亚硫酸盐还原
15	2013	脱硫酸盐针菌属 ^e	<i>Desulfatitalea</i>	1	硫酸盐还原
16	2014	脱硫酸盐橡菌属 ^e	<i>Desulfatiglans</i>	2	硫酸盐还原

注: ^a: 亚硫酸盐(*sulfis-itis*)或脱亚硫酸盐(*de-*); ^b: 拉丁文中并未直接出现硫; ^c: 硫代硫酸盐: 表示硫代硫酸盐(“代”在中文中表示取代, 一个辅助连字), 硫酸盐中的硫酸根(SO₄²⁻)一个氧原子被一个硫原子取代, (S₂O₃²⁻), 也是硫化物的一种; ^d: 脱磺化(*desulfono-*), 表示去磺化(脱除磺酸盐)的, 很少见; ^e: 脱硫酸盐(*desulfas desulfatator*), 表示脱除硫酸盐, 即还原硫酸盐(硫酸盐还原), 用于词尾的很少见; ^f: 此属氧化四连硫酸盐(S₄O₆²⁻); ^g: 硫化物(*sulfidum*), 表示硫化物, 即含硫化物, 又如 1991 年定的模式种**热硫化物氧化硫化杆菌**、1994 年定的模式种**嗜硫化物玫小卵菌**和 2011 年定的模式种**嗜硫化物棕弧菌**。

Note: ^a: *sulfis-itis* or *de-*; ^b: No sulfur in the name of *Aneurinibacillus*; ^c: Thiosulfate, S₂O₃²⁻; ^d: *desulfono-* is desulfonating and is very scarcely; ^e: *desulfas desulfatator* indicates sulfate reduction; ^f: Oxidizing tetrathionate; ^g: *sulfidum* is sulfide (sulfur-containing compounds), such as type species *Sulfobacillus thermosulfidooxidans* identified in 1991, *Rhodovulum sulfidophilum* identified in 1994 and *Phaeovibrio sulfidophilum* identified in 2011.

6 硫歧化功能菌

硫歧化是指使得硫的价态既升高又降低,反应这些菌属/种的功能两面性。明确以这种歧化命名报道的并不多,仅1属1种,2013年定的**歧硫杆菌属**(*Dissulfuribacter*)。另有两种,分别是1988年定的**新种歧化脱硫化弧菌**(*Desulfovibrio sulfodismutans*)和2008年定的**模式种硫歧化脱硫化泡碱螺体**(*Desulfonatrosospira thiodismutans*)。但具有这种功能的菌可能并不在少数,有待进一步研究。

7 其它硫功能菌

本文通过简化,主要论述属名和种名中含有硫/噻的菌属,适当论及一些知名功能菌,共计170余属,600余种,基本包括了已经发表的种属,并分类论述了这些功能菌的硫和硫化物的还原、氧化和歧化等主要功能特色。

本文不涉及菌名中不含硫的菌(仅根据需要要选择性的包含了一部分),今后对硫功能菌的综合探讨须拓展到所有属种(虽所余不多,但不能忽略菌名中不含硫/噻的)。比如古菌中至少有3个属,**古螺菌属**(*Archaeoglobus*)、**热苗菌属**(*Thermocladium*)和**烫幡菌属**(*Caldivirga*),涉及到硫酸盐还原。1995年定的**模式种烂臭全噬菌**(*Holophaga foetida*),菌名中无硫,但是其产生甲硫醇和二甲基硫醚等硫化物。而**互营杆菌属**(*Syntrophobacter*)是一属非常特殊的硫酸盐还原菌。另一方面,即使以硫命名,也可能与硫功能菌无关,比如**恐硫果菌属**(表4),是害怕硫的微生物,也就是对硫的代谢无关。

硫功能菌作为一类非常特殊而又至关重要的微生物,在整个生态系统中扮演着极为重要的角色,值得进一步深入研究。

参考文献

- [1] Schulz HN, Brinkhoff T, Ferdelman TG, et al. Dense populations of a giant sulfur bacterium in Namibian shelf sediments[J]. *Science*, 1999, 284(5413): 493-495
- [2] Luef B, Frischkorn KR, Wrighton KC, et al. Diverse uncultivated ultra-small bacterial cells in groundwater[J]. *Nature Communications*, 2015, 6: 6372
- [3] Wan YY. Dictionary of Resources and Taxonomy of Prokaryotes[M]. Beijing: Petroleum Industry Press, 2016 (in Chinese)
万云洋. 原核微生物资源和分类学词典[M]. 北京: 石油工业出版社, 2016
- [4] Wan YY, Du WD. New Technologies on Prevention and Control of Petroleum-Contaminated Soils and Sediments[M]. Beijing: Petroleum Industry Press, 2016 (in Chinese)
万云洋, 杜卫东. 土壤和沉积物石油污染防治新技术[M]. 北京: 石油工业出版社, 2016
- [5] Wan YY, Dong HL. Environmental Geomicrobiology Experiments[M]. Beijing: Petroleum Industry Press, 2014 (in Chinese)
万云洋, 董海良. 环境地质微生物学实验指导[M]. 北京: 石油工业出版社, 2014
- [6] Wan YY, Fei JJ, Zhao GP. Species and genera of *Bacillus* in prokaryotic microbes[J]. *Journal of Microbiology*, 2016, 36(3): 73-79 (in Chinese)
万云洋, 费佳佳, 赵国屏. 原核微生物之芽菌[J]. *微生物学杂志*, 2016, 36(3): 73-79
- [7] Wan YY, Zhao GP. Species and genera of *bacter* and *bacterium* in prokaryotes[J]. *Microbiology China*, 2016, 43(6): 1315-1332 (in Chinese)
万云洋, 赵国屏. 原核微生物之杆菌和小杆菌[J]. *微生物学通报*, 2016, 43(6): 1315-1332
- [8] Muyzer G, Stams AJM. The ecology and biotechnology of sulphate-reducing bacteria[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, 6(6): 441-454
- [9] Barton LL, Fauque GD. Biochemistry, physiology and biotechnology of sulfate-reducing bacteria[J]. *Advances in Applied Microbiology*, 2009, 68: 41-98
- [10] Wan YY, Zhao GP. Species and genera of bios (bius-um-a) and microbium in prokaryotes[J]. *Journal of Microbiology*, 2016, 36(4): 71-75 (in Chinese)
万云洋, 赵国屏. 原核微生物之菌和微菌[J]. *微生物学杂志*, 2016, 36(4): 71-75
- [11] Madigan MT, Martinko J, Dunlap P, et al. Brock Biology of Microorganisms[M]. 12th Edition. San Francisco, CA: Pearson Benjamin Cummings, 2009: 1061
- [12] Biebl H, Pfennig N. Growth of sulfate-reducing bacteria with sulfur as electron acceptor[J]. *Archives of Microbiology*, 1977, 112(1): 115-117
- [13] Finster K, Liesack W, Tindall BJ. *Sulfurospirillum arcachonense* sp. nov., a new microaerophilic sulfur-reducing bacterium[J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1997, 47(4): 1212-1217