

微生物学报 *Acta Microbiologica Sinica*
51(2):154-160; 4 February 2011
ISSN 0001-6209; CN 11-1995/Q
<http://journals.im.ac.cn/actamicrocn>

“吃”砷霜的细菌——解析微生物的砷代谢

王革娇, 黄银燕, 李洁

华中农业大学生命科学技术学院 农业微生物学国家重点实验室, 武汉 430070

摘要:研究发现一些微生物可以利用剧毒的类金属砷(As)为自身生长获取能量甚至用砷代替磷维持生长。本文综合分析了近期的研究进展,从以下6方面解析微生物多重的砷代谢产能机制:(1)化能无机自养As(III)氧化供能;(2)有机异养型As(III)氧化供能;(3)呼吸性As(V)还原供能;(4)As(III)氧化偶联的光合作用;(5)As(III)氧化、As(V)、还原As(III)氧化偶联的光合作用之间的关联;(6)As(V)代替磷维持细菌生长。阐明微生物利用砷的机理在生命起源、生命多样性、进化、地球化学循环及污染治理等方面都具有重要价值。

关键词:微生物砷代谢, 磷代谢, As(III)氧化, As(V)还原, As(III)氧化偶联的光合作用

中图分类号: Q935 **文献标识码:** A **文章编号:** 0001-6209 (2011) 00-0154-07

砷霜[As₂O₃]以其剧毒性而闻名,自古就被用作杀人凶器。地壳中砷含量很高,以三价砷As(III)和五价砷As(V)为主。地质成因,加上人为的矿业开采等因素,造成了世界上近70个国家都有地下水砷超标,而亚洲是砷污染最为严重的地区^[1]。水土砷污染是我国乃至全球极具关注的环境问题。然而当我们谈“砷”色变的时候,2010年12月,*Science*杂志上刊登的细菌可以用砷代替磷进行生长的文章轰动了全球^[2]。美国科学家从加利福尼亚州的莫诺湖(Mono lake)分离出了1株盐单胞菌(*Halomonadac-eae*)GFAJ-1可以在含As不加P的培养基上生长。并且研究者认为DNA中的磷由砷代替。由于磷是作为生命体主要的六大基本元素而参与着机体的生命活动,这种机理的发现对我们对生命组成的认识贡献巨大。但是,文章中还没有给出足够的直接证据以证实DNA中的磷酸根确实是由

砷酸根所代替的。我们认为该类细菌也有可能是通过高效利用砷酸根而获得营养,或利用磷的效率极高,因为文中的培养基中还存有极少量的磷(3.1 μmol/LPO₄³⁻)^[2]。

其实微生物能够利用砷来生长自1994年就已发现^[3]。有些微生物把砷当做必须的粮食,不“吃”砷霜不能生存。近年来,关于微生物利用砷产能的研究进展很快,迄今为止,共发现了6类微生物砷代谢机制:微生物的As(III)氧化、细胞质As(V)还原、呼吸性As(V)还原和As(III)甲基化,As(III)氧化偶联的光合作用以及As(V)代替磷维持微生物生长。前4种机制在我们前期的综述中有较详细分析^[4],但没有着重涉及微生物利用砷而产能的代谢。本文结合分析近3年该领域的最新进展,从以下6个方面,重点对于微生物如何利用砷,将其转化为自身的物质或能量,参与生命代谢的机理进行

基金项目:国家自然科学基金重大国际合作项目(31010103903);国家自然科学基金项目(30970075)

作者简介:王革娇(1962-),女,哈尔滨人,博士,教授,主要研究方向是微生物代谢重金属的机制与修复。Tel: +86-27-87281261; E-mail: gejiao@mail.hzau.edu.cn

收稿日期:2010-12-16; **修回日期:**2010-12-30

阐述。

1 化能无机自养 As(III) 氧化供能

As(III) 氧化菌 [As(III)-oxidizing bacteria] 分为两种不同的类型：化能无机自养型 (chemolithoautotrophy) 和化能有机异养型 (chemoorganoheterotrophy)。前者能够在有氧或厌氧的条件下利用无机态 As(III) 为电子供体, O₂ 或 NO₃⁻ 为电子受体, 固定 CO₂ 作为碳源, 提供能量。其模式菌株是根瘤菌 (*Rhizobium* sp. NT-26)^[5-6] 和 *Alkalilimnicola ehrlichii* MLHE-1^[7-8]。

NT-26 菌分离于澳大利亚北部金矿, 可以在只有 As(III) 作电子供体, O₂ 作电子受体, CO₃²⁻ 作 C 源的培养基上生长, 氧化产物为 As(V)。将 As(III) 氧化酶基因敲除后 NT-26 菌无法生长, 因此对 As(III) 的氧化与生长相关^[5]。NT-26 菌的 As(III) 氧化型是异源四聚体 ($\alpha_2\beta_2$)^[5], 而化能有机异养型粪产碱杆菌 (*Alcaligenes faecalis* NCIB8687) 的 As(III) 氧化酶成熟蛋白是由大小两个亚基组成的约 100 kDa 的异源二聚体 ($\alpha_1\beta_1$)^[9]。*Thiomonas* sp. 3As 也属于化能无机自养型的 As(III) 氧化菌^[10-11], 固定 CO₂ 的 *rbc/cbb* 基因受砷的诱导, 自养生长速率与砷浓度成正比^[12]。

另一株典型的 As(III) 氧化型化能自养菌是从莫诺湖湖底分离的兼性化能自养菌 MLHE-1^[7-8]。MLHE-1 有两种代谢途径, 在有氧条件下, 它以醋酸盐为电子供体和 C 源进行异养生长^[7]。在厌氧条件下, MLHE-1 菌以 As(III) 作为电子供体, 以硝酸盐作为电子受体, 通过核酮糖 1,5 二磷酸羧化酶 (RuBisCO) 固定无机 C 源, 由 As(III) 氧化和反硝化偶联供能^[8]。另据报道, 有这种功能的菌还有 *Azoarcus* sp. DAO1 和 *Sinorhizobium* sp. DAO10^[13]。

2 有机异养型 As(III) 氧化供能

对于大多数 As(III) 氧化菌如 *Alcaligenes faecalis* NCIB8687^[9], 假单胞菌 (*Pseudomonas* sp. TS44), 无色杆菌 (*Achromobacter* sp. SY8)^[14] 等不能利用氧化 As(III) 的能量支持其生长, 普遍认为这类 As(III) 氧化是微生物的一种解毒机制。然而 Muller 等在研究有机异养型 As(III) 氧化菌

Herminiimonas arsenicoxydans 时发现该菌对 As(III) 具有正趋化性, 敲除 As(III) 氧化酶基因 *aoxAB* 的突变株对 As(III) 几乎没有趋化性。由此推断, *H. arsenicoxydans* 氧化 As(III) 产生的能量能够用于它的鞭毛运动。这是迄今首次报道化能有机异养型 As(III) 氧化可以提供用于生命运动的能量^[15]。

3 呼吸性 As(V) 还原供能

1994 年, *Nature* 上报了有毒的 As(V) 可以作为电子受体参与微生物的呼吸代谢, 这是首次对砷参与生命能量代谢的发现^[3]。呼吸性 As(V) 还原 [respiratory As(V) reduction] 也称异化 As(V) 还原, 是指细菌或古菌在厌氧的条件下, 以无机物 (OH⁻, S²⁻) 或有机物 (醋酸盐, 甲酸盐, 延胡索酸, 苹果酸, 葡萄糖^[16], 苯甲酸盐, 甲苯^[17]) 作为电子供体, 以无机 As(V) 作为电子受体进行异化还原作用, 产生能量支持微生物的生长。催化反应的厌氧 As(V) 周质还原酶 (Arr) 是一个由大 (ArrA) 小 (ArrB) 两个亚基组成的异源二聚体^[18]。对希瓦氏菌 (*Shewanella* sp. ANA-3) 的研究中发现碳代谢抑制系统中 cAMP 的受体蛋白 (CRP) 激活 *arr* 操纵子的表达, 缺失两个腺苷酸环化酶基因 (*cya*) ANA-3 突变株 (ANA-3 基因组中共四个预测的 *cya*) 不能在以 As(V) 为电子受体的培养基上生长。故 C 代谢抑制系统在 ANA-3 菌呼吸性 As(V) 还原中起很重要的作用, 而厌氧抑制基因 (*arcA*, *etrA*) 的缺失对此影响不大^[19]。在 ANA-3 菌中, 阻遏砷调控蛋白 ArsR 除了调控砷抗性离子泵 *ars* 系统, 也调控 *arr* 的表达。其中 ArsR2 (ANA-3 有 3 个 ArsR) 可结合在 *arr* 启动子区域, 在 As(III) 的诱导下, ArsR2 解离, 与此同时, CRP 结合到相同的区域, 启动 *arr* 的表达^[20]。

4 As(III) 氧化偶联的光合作用

剧毒的 As(III) 可以在一些微生物里像 H₂O 一样作为电子供体进行光合作用, 2008 年, *Science* 报道的这一发现对该研究领域有较大震撼^[21]。Kulp 等人在莫诺湖由温泉冲泡的厌氧盐水池的表面岩石上发现的生物膜可以在缺氧条件下, 发生不产生氧气的光合作用, 同时, 存在与岩石表面泥浆中的 As

(III) 被氧化为 As(V)。对生物膜进行热击或在黑暗条件下不发生上述现象。形成生物膜的微生物是类似于外硫红螺菌属的紫细菌和颤藻属的蓝细菌。从中分离纯化出一株砷氧化光合自养细菌 PHS-1, 与一株属于 γ -Proteobacteria 的光合细菌外红硫螺菌 (*Ectothiorhodospira shaposhnikovii*) 16S rRNA 基因同源性达 99.4%。在厌氧光照条件下 PHS-1 菌可以用 As(III) 作为唯一的电子供体, 进行光合作用固定 CO₂ 来生长^[21]。

5 As(III) 氧化、As(V) 还原和 As(III) 氧化偶联的光合作用 3 种代谢的关联

以上 3 种机制因两个巧合而联系更加紧密。巧合 1: MLHE-1 菌中一直没有发现 As(III) 氧化酶 AoxAB, 而只发现了两个与呼吸性 As(V) 还原酶大亚基 ArrA 同源性很高的蛋白 (ArrA, Mlg_0216, Mlg_2426)^[22]。巧合 2: 在 PHS-1 菌中也没有发现 As(III) 氧化酶, 只发现一个预定的呼吸性 As(V) 还原酶 (ArrAB)^[21]。两个巧合使人不得不怀疑呼吸性 As(V) 还原酶是否也能进行 As(III) 氧化。

Richey 等人将 MLHE-1 菌的 ArrAB 蛋白 (Mlg_0216, Mlg_0215) 纯化, 在体外进行酶活实验发现 ArrAB 在厌氧条件下既能进行 As(III) 氧化, 又能进行 As(V) 还原。将两株呼吸性 As(V) 还原菌 *Alkaliphilus oremlandii* 和 *Shewanella* sp. strain ANA-3 的 ArrAB 同样进行体外实验, 发现 ArrAB 能进行 As(III) 氧化。体外实验表明 ArrAB 是一个氧化还原双向酶 (bidirectional enzyme)^[22]。

随后对 MLHE-1 菌进一步研究表明 *arrA* (mgl_0216) 只在厌氧条件下有 As(III) 存在时才表达, 该基因敲除后, 无法进行与反硝化偶联的 As(III) 氧化。而将 MLHE-1 菌中 *arrA* (mgl_2426) 敲除后不发生类似情况。所以在 MLHE-1 中起 As(III) 氧化作用的是 ArrA (Mlg_0216)。ArrA (Mlg_0216) 具有类似于 AoxB 的 As(III) 氧化功能, 却与 ArrA 同源性很高, 所以 ArrA (Mlg_0216) 被重新命名为 ArxA (arsenate reductase arsenite oxidase), 一种新型的 As(III) 氧化酶, 在系统进化树上填补了 ArrA 和 AoxB 之间的空隙 (图 1)。ArrA 和 AoxB 都属于二甲基亚砜 (DMSO) 还原酶家族。MLHE-1 菌也有一个类似于其它 As(III) 氧化菌中的 As(III) 氧化酶 *aox* 操纵子, 比如它与本课题组在

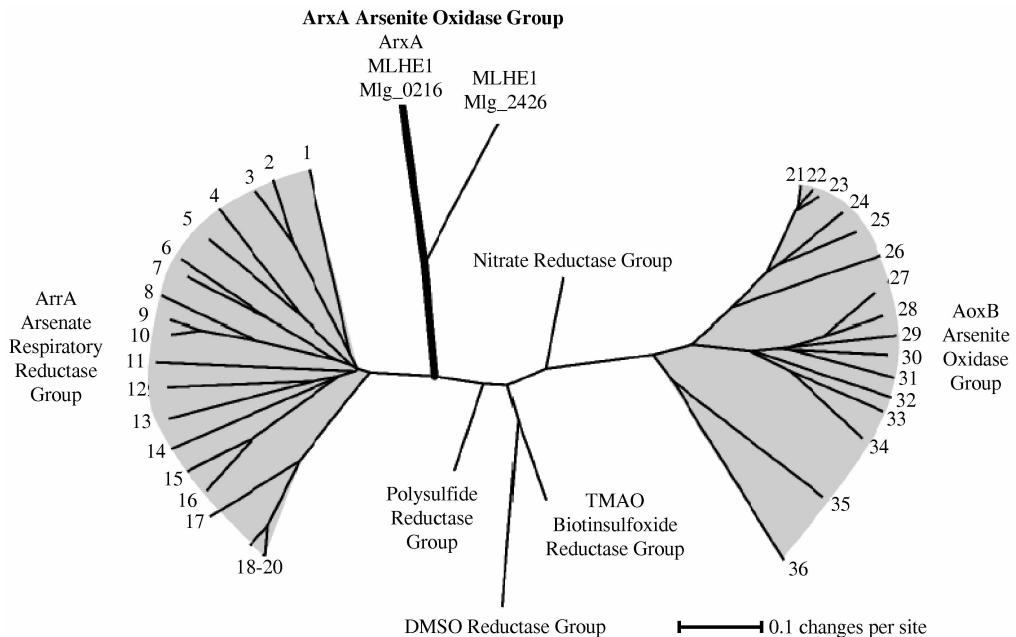


图 1 呼吸性 As(V) 还原酶 (ArrA), AoxB 型 As(III) 氧化酶, MLHE-1 的 ArxA 型 As(III) 氧化酶的系统进化树^[24]

Fig. 1 Phylogenetic analysis of arsenate respiratory reductases (ArrA), AoxB-type arsenite oxidases, and the ArxA-type arsenite oxidase of MLHE-1^[24].

Achromobacter sp. SY8 中发现的 As(III) 氧化酶 *aox* 操纵子 *aoxXRSABCD* 相类似^[14] (图 2)。MLHE-1 菌中有活性的 ArxA 有一个 [4Fe-4S] 结构, 而 SY8 菌的 AoxB 有一个 [3Fe-4S] 结构。ArxB (Mlg_0215) 有四个 [4Fe-4S] 结构而 AoxA 有一个 [2Fe-2S] 结构^[14,23]。MLHE-1 菌中的 ArxC 是预定的膜蛋白 NrfD, ArxD 与细胞质分子伴侣 TorD 同源, ArxE 类似于肽酰脯氨酰异构酶^[24]。

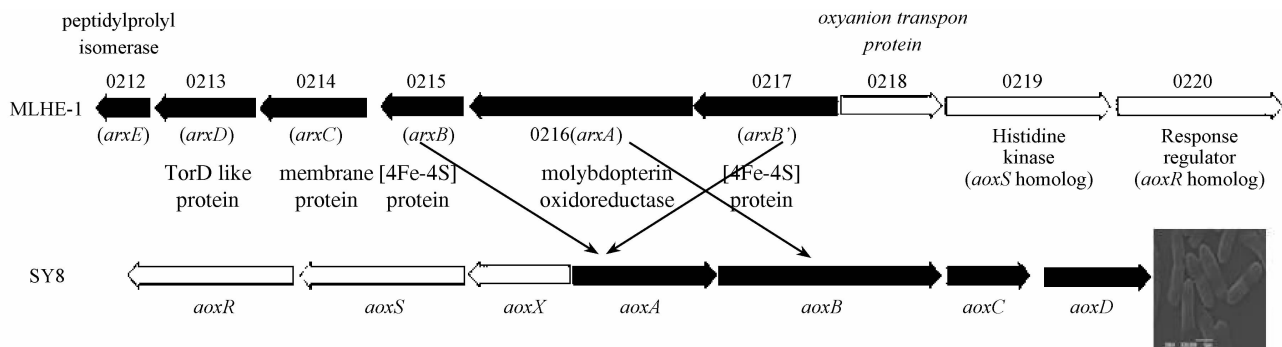


图 2 MLHE-1 菌的 *arx* 操纵子^[24] 与 SY8 菌的 *aox* 操纵子的比较^[14]

Fig. 2 Comparison between *arx* operon of strain MLHE-1^[24] and *aox* operon of strain SY8^[14].

6 As(V) 代替磷维持细菌生长

Wolfe-Simon 等人发现的 GFAJ-1 菌 (*Halomonadaceae*) 分离自美国加利福尼亚含高盐碱的莫诺湖。该菌可以在 +As(V)/-P 的培养基内稳定生长, 并伴随有细胞形态的改变。研究者发现, 在这种特定的培养条件下, 细胞体内砷含量显著高于磷, 而认为其中微量的磷含量 (0.02%) 不足以支持细胞生长。同时研究者利用⁷³As 同位素标记以及 X 射线, NanaSIMS 探测到砷分布于细胞内的重要生物分子 DNA、蛋白质和脂类中。特别是在 DNA 中, 研究者得到的数据显示砷比磷多得多 ($P/As = 0.09$), X 射线吸收近边结构 (XANES) 和广延 X 射线吸收精细结构 (EXAFS) 分析也说明 As 在细胞中主要以 AsO_4^{3-} 存在, 因此研究者推断, 砷类似于磷的存在形式, 充当 DNA 的骨架成分^[2]。

7 探讨和展望

砷能代替磷而维持生命的报道令人耳目一新, “砷基生命”的出现使得生命组成形式变的更加多样化, 但是这项研究中^[2] 还有一些问题需要进一步

研究者还发现在 As(III) 氧化偶联的光合细菌 PHS-1 中 ArrA 的同源序列与 MLHE-1 菌的 ArxA 有 80% 同源性, 因为 PHS-1 与 MLHE-1 菌都属于 *Ectothiorhodospiraceae*, 所以可以推测, PHS-1 菌中 *arrA* 的同源基因在厌氧光合 As(III) 氧化途径中进行 As(III) 氧化。从进化的角度研究 *arrA*, *aoxB*, *arxA* 这 3 个基因将深化我们对微生物将砷作为能源物质进行代谢的认识^[24]。

论证。首先研究者并没有给出直接证据说明 DNA 中 PO_4^{3-} 被 AsO_4^{3-} 所替代, 实验结果只是说明了砷以较高的含量存在于 DNA 分子中, 具体的作用还不可知。实际上, 利用核磁共振等方法对 DNA 的结构进行测定, 可以说明 DNA 中 AsO_4^{3-} 的结构位置及数量, 这将是该发现的有力证实。另一方面, 如果当 DNA 中存在着这种元素之间的替代, 那么是否是元素的完全替代还不确定, 因为数据显示其中仍有微量的磷存在。其次, 该替代是否会改变原有的 DNA 骨架结构也有待阐明, 因为常温下, 砷化合物不如磷化合物稳定, 如果 DNA 分子中 AsO_4^{3-} 作为连接骨架, 原有的双螺旋结构就有可能因为这种不稳定性而发生改变。这些都有待于进一步的研究。另外, 虽然有“砷基生命”的出现, 但是我们还无法得知这种生命的出现到底是由于在极端条件下菌体为适应而做出的改变, 还是远古以来就存在着这样的生物。

从 AoxB、ArrA、ArxA 3 个蛋白的进化树推测这 3 个蛋白在进化过程中存在一定联系。根据地球上厌氧生命出现早于好氧生命这个理论, 我们推测 AoxB 的出现晚于 ArrA 和 ArxA, 根据进化树的位置关系推测 ArxA 进化上可能是连接其他两者的桥梁, 有以下两种进化可能: $ArrA \rightarrow ArxA \rightarrow AoxB$ 或

$ArrA \leftarrow ArxA \rightarrow AoxB$ 。是哪一种进化模式或者两种模式都有,可能与地球上早期 As(III)与 As(V)出现的顺序或者含量差别有关,而这类蛋白的进化与砷代替磷是否相关还有待进一步研究。

微生物通过代谢砷参与物质和能量的循环。本课题组通过对化能自养和异养型砷氧化菌的研究发现,长期受砷污染的土壤中砷氧化、还原菌的多样性丰富且砷抗性强,水平基因转移可能加速了砷抗性菌的侧向进化^[25];不同深度的砷污染地下水周围沉积物中砷氧化和还原菌的种类的分布与地质因素、砷含量等有关,同时这些细菌的代谢也影响着砷在地表、沉积物和地下水之间的转移^[26]。我们还发现抗砷菌及相关基因在高富集砷植物蜈蚣草根际具有特殊性,接种抗砷菌增强了蜈蚣草对土壤砷的富集效率,表明根际抗砷菌在蜈蚣草对砷的富集过程中起到重要作用^[27]。而且,土壤磷含量与根际抗砷菌种群的变化及砷由地表层向地下的渗透都有重要关联。对两株典型的砷氧化菌的氧化调控机制研究预示了多组分的砷感应调控模式^[14],砷氧化还可能与细菌生长及运动性相关。对该类细菌代谢砷参与物质和能量的循环中的重要作用的阐明,以及微生物砷代谢与磷、硫代谢的关联机制的研究是今后科研工作的重点。另外,微生物的砷甲基化^[28-29]是否也参与能量代谢也是值得关注的科学问题。

纵观全文,加利福尼亚州的莫诺湖这个名字极其耀眼。该湖几乎拥有全部上文提及的新奇砷代谢菌(表1)。这个神奇的湖其实是一个与外界封闭的“死湖”。它是北美最古老的湖泊之一,上百万年的蒸腾作用造就了它高盐碱,高砷($H_2AsO_3^-$, $HAsO_4^{2-}$)的特性,也保留了很多古老而特殊的生命^[30]。

表1 自莫诺湖分离的砷代谢菌株

Table 1 List of the bacteria isolated from Mono Lake

As metabolism type	Bacterial name
Growth using As(V) instead of P	GFAJ-1 (<i>Halomonadaceae</i>) ^[2]
Chemoautotrophic As(III) oxidizer	<i>Alkalilimnicola ehrlichii</i> MLHE-1 ^[7]
Respiratory As(V)-reducer	<i>Bacillus selenitireducens</i> MLS10 ^[30] <i>Bacillus arsenicoselenatis</i> E1H ^[30]
Photosynthesis As(III) oxidizer	<i>Ectothiorhodospira</i> sp. PHS-1 ^[21]

综上所述,阐明微生物利用砷的机理在生命起源、生命多样性、进化和地球化学循环等方面都具有重要价值。我们推测,如果莫诺湖是地球早期恶劣

环境的现代模拟,那么对这些微生物的研究有助于我们对地球早期生命的形成,进化和代谢模式的认识。如果这些微生物的特性是由于环境作用进化而来,那我们也很难完全否定,在我们原本认为不适合生命生存的宇宙其它星球上可能存在生命。

参考文献

- [1] Sun G. Arsenic contamination and arsenicosis in China. *Toxicology and Applied Pharmacology*, 2004, 198: 268 - 271.
- [2] Wolfe-Simon F, Blum JS, Kulp TR, Gordon GW, Hoefft SE, Pett-Ridge J, Stolz JF, Webb SM, Weber PK, Davies PCW, Anbar AD, Oremland RS. A bacterium that can grow by using arsenic instead of phosphorus. *Science*, 2010, www.sciencexpress.org, DOI: 10.1126/science.1197258.
- [3] Ahmann D, Roberts AL, Krumholz LR, Morel FM. Microbe grows by reducing arsenic. *Nature*, 1994, 371: 750.
- [4] 蔡林,王革娇,抗砷性微生物及其抗砷分子机制研究进展. *微生物学通报 (Microbiology)*, 2009, 36(8): 1-7.
- [5] Santini J, Sly L, Schnagl R, Macy J. A new chemolithoautotrophic arsenite-oxidizing bacterium isolated from a gold mine: phylogenetic, physiological, and preliminary biochemical studies. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66: 92-97.
- [6] Santini JM, Hoven RN. Molybdenum-containing arsenite oxidase of the chemolithoautotrophic arsenite oxidizer NT-26. *Journal of Bacteriology*, 2004, 186(6): 1614-1619.
- [7] Oremland RS, Hoefft SE, Santini JM. Anaerobic oxidation of arsenite in Mono Lake water and by facultative, arsenite-oxidizing chemoautotroph, strain MLHE-1. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68: 4795-4802.
- [8] Hoefft SE, Blum JS, Stolz JF, Tabita FR, Witte B, King GM, Santini JM, Oremland RS. *Alkalilimnicola ehrlichii* sp. nov., a novel, arsenite-oxidizing haloalkaliphilic gammaproteobacterium capable of chemoautotrophic or heterotrophic growth with nitrate or oxygen as the electron acceptor. *International Journal of Systematic Evolutionary Microbiology*, 2007, 57(3): 504-512.
- [9] Anderson GL, Williams J, Hille R. The purification and characterization of arsenite oxidase from *Alcaligenes faecalis*, a molybdenum-containing hydroxylase. *Journal*

- of *Biological Chemistry*, 1992, 267: 23674 – 23682.
- [10] Battaglia BF, Joulain C, Garrido F, Dictor MC, Morin D. Oxidation of arsenite by *Thiomonas* strains and characterization of *Thiomonas arsenivorans* sp. nov.. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2006, 89: 99 – 108.
- [11] Duquesne K, Lieutaud A, Ratouchniak J, Muller D, Lett MC, and Bonnefoy. Arsenite oxidation by a chemoautotrophic moderately acidophilic *Thiomonas* sp. : from the strain isolation to the gene study. *Environmental Microbiology*, 2008, 10 (1): 228 – 237.
- [12] Bryan CG, Marchal M, Battaglia-Brunet F, Klugler V, Lemaitre-Guillier C. Carbon and arsenic metabolism in *Thiomonas* strains: differences revealed diverse adaptation processes. *BMC Microbiology*, 2009, 9: 127.
- [13] Rhine ED, Phelps CD, Young LY. Anaerobic arsenite oxidation by novel denitrifying isolates. *Environmental Microbiology*, 2006, 8: 899 – 908.
- [14] Cai L, Rensing C, Li X, Wang G. Novel gene clusters involved in arsenite oxidation and resistance in two arsenite oxidizers; *Achromobacter* sp. SY8 and *Pseudomonas* sp. TS44. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2008, 83: 715 – 725.
- [15] Muller D, Medigue C, Koechler S, Barbe V, Barakat M, Talla E, Bonnefo V, Krin E, Arsene-Ploet F, Carapito C, Chandler M, Cournoyer B, Cruveiller S, Dossat C, Duval S, Heymann M, Leize E, Lieutaud A, Lievreumont D, Makita Y, Mangenot S, Nitschke W, Ortet P, Perdrial N, Schoepp B, Siguier P, Simeonova DD, Rouy Z, Segurens B, Turlin E, Vallenet D, Van Dorsselaer A, Weiss S, Weissenbach J, Lett MC, Danchin A, Bertin PN. A tale of two oxidation states: bacterial colonization of arsenic-rich environments. *PLoS Genetics*, 2007, 3: e53.
- [16] Niggemeyer A, Spring SE, Stackenbrandt RF, Rosenzweig. Isolation and characterization of a novel As (V)-reducing bacterium: implications for arsenic mobilization and the genus desulfitobacterium. *Applied and Environmental Microbiology*, 2001, 67: 5568.
- [17] Liu A, Elizabeth Garcia D, Rhine ED, Young LY. Arsenate reduction coupled to the degradation of aromatic compounds by a new anaerobic isolate. *FEMS Microbiology Ecology*, 2004, 48: 323 – 332.
- [18] Malasarn D, Keeffe JR, Newman DK. Characterization of the arsenate respiratory reductase from *Shewanella* sp. strain ANA-3. *Journal of Bacteriology*, 2008, 190: 135 – 42.
- [19] Murphy JN, Durbin KJ, Saltikov CW. Functional roles of *arcA*, *etrA*, cyclic AMP (cAMP)-cAMP receptor protein, and *cya* in the arsenate respiration pathway in *Shewanella* sp. strain ANA-3. *Journal of Bacteriology*, 2009, 191: 1035 – 1043.
- [20] Murphy JN, Chad WS. The ArsR repressor mediates arsenite-dependent regulation of arsenate respiration and detoxification operons of *Shewanella* sp. strain ANA-3. *Journal of Bacteriology*, 2009, 191: 6722 – 6731.
- [21] Kulp TR, Hoeft SE, Madigan M, Hollibaugh JT, Fischer J, Stolz JF, Culbertson CW, Miller LG, Oremland RS. Arsenic (III) fuels anoxygenic photosynthesis in hot spring biofilms from Mono Lake, California. *Science*, 2008, 321: 967 – 970.
- [22] Richey C, Chovanec P, Hoeft SE, Oremland RS, Basu P, Stolz JF. Respiratory arsenate reductase as a bidirectional enzyme. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2009, 382: 298 – 302.
- [23] Stolz JF, Basu P, Oremland RS. Microbial arsenic metabolism: new twists on an old poison. *Microbe Magazine*, 2010, 5(2): 253 – 259.
- [24] Zargar K, Hoeft S, Oremland RS. Genetic identification of a novel arsenite oxidase, *arxA*, in the haloalkaliphilic, arsenite oxidizing bacterium *Alkalilimnicola ehrlichii* strain MLHE-1. *Journal of Bacteriology*, 2010, 192(14): 3755 – 3762.
- [25] Cai L, Liu G, Rensing C, Wang G. Genes involved in arsenic transformation and resistance associated with different levels of arsenic-contaminated soils. *BMC Microbiology*, 2009, 9: 4.
- [26] Fan H, Su C, Wang Y, Yao J, Zhao K, Wang Y, Wang G. Sedimentary arsenite-oxidizing and arsenate-reducing bacteria associated with high arsenic groundwater from Shanyin, Northwestern China. *Journal of Applied Microbiology*, 2008, 105(2): 529 – 539.
- [27] Xiong J, Wu L, Tu S, Van Nostrand JD, He Z, Zhou J, Wang G. Microbial communities and functional genes associated with soil arsenic contamination and rhizosphere of the arsenic hyper-accumulating plant *Pteris vittata* L. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76: 7277 – 7284.
- [28] Qin J, Lehr CR, Yuan CG, Le XC, McDermott TR, Rosen BP. Biotransformation of arsenic in Yellowstone National Park by a thermoacidophilic eukaryotic alga. *Proceedings of the National Academy of Science*, 2009, 106: 5213 – 5217.

- [29] Wang G, Kennedy SP, Fasiludeen S, Rensing C, DasSarma S. Arsenic resistance in *Halobacterium* sp. strain NRC-1 examined by using an improved gene knockout system. *Journal of Bacteriology*, 2004, 186(10): 3187–3194.
- [30] Oremland RS, Stolz JF, Hollibaugh JT. The microbial arsenic cycle in Mono Lake, California. *FEMS Microbiology Ecology*, 2004, 48(1): 15–27.

Bacteria live on arsenic——analysis of microbial arsenic metabolism-A review

Gejiao Wang^{*}, Yinyan Huang, Jie Li

State Key Laboratory of Agricultural Microbiology, College of Life Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract: It was discovered that there are certain microorganisms that can use the extraordinary toxic metalloid arsenic (As) to gain energy for their growth, even use arsenic instead of phosphorus to grow. In this article, we reviewed recent advanced research achievements and summarized these microbial arsenic metabolisms in the following 6 aspects; 1. Gaining energy by chemolithoautotrophic As(III) oxidation; 2. Gaining energy by chemoorganoheterotrophic As(III) oxidation; 3. Gaining energy by respiratory As(V) reduction; 4. As(III) oxidation coupling with photosynthesis; 5. The interactions among As(III) oxidation, As(V) reduction and As(III) oxidation coupling with photosynthesis; 6. Growth using As(V) instead of phosphorus. Gaining information of microbial arsenic metabolisms is fundamental important for better understanding of life creation, biodiversity, evaluation, biogeochemical cycle and bioremediation.

Keywords: microbial arsenic metabolism, phosphorus metabolism, As(III) oxidation, As(V) reduction, As(III) oxidation coupling with photosynthesis

(本文责编:王晋芳)