

# 汞甲基化细菌研究进展\*

梁小兵\*\*

(中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550002)

**摘要** 汞甲基化细菌在厌氧条件下将无机汞(Hg)转化成最高毒性的甲基汞(MeHg),通过生物富集以及在食物链中的生物放大造成人类甲基汞暴露。本文综述了水环境中汞甲基化细菌的种类、系统发生、甲基化机理、甲基汞生成的空间位置和影响因素。水环境中汞甲基化主要发生在海洋、海湾、河流和湖泊的厌氧沉积物中。硫酸盐还原菌和铁还原菌是主要的汞甲基化细菌,它们的种类、群落结构和分布制约了甲基汞的生成,从而影响人体健康。汞甲基化的生化机理的研究表明,甲基汞可能产生于不同的代谢途径,但是对于汞甲基化机理仍没有一致的认识。沉积物中汞甲基化细菌的分布影响甲基汞生成的空间位置和甲基化率。因此,水环境中的地球化学因素影响甲基化细菌的分布、甲基化率和甲基汞的生成。

**关键词** 甲基化细菌; 甲基汞; 硫酸盐还原菌; 铁还原菌; 系统发生

中图分类号 Q938.1 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2013)3-0755-07

**Mercury methylation bacteria and methyl mercury producing: A review.** LIANG Xiaobing\*\* (State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550002, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(3): 755-761.

**Abstract:** Mercury methylation bacteria change inorganic mercury to the highest toxic methylmercury (MeHg) under anaerobic conditions, which can result the human's MeHg exposure by bioaccumulation and biomagnification. This article reviews the species and phylogeny of mercury methylation bacteria, methylation mechanism, spatial location of MeHg producing and the affecting factors in aquatic environments. In aquatic environments, mercury methylation occurs mainly in the anaerobic sediments of oceans, estuaries, rivers and lakes. Sulfate-reducing bacteria (SRB) and iron-reducing bacteria (IRB) are the main methylation bacteria. Their species, community structure and distribution control MeHg production and effects to human health. The studies on the biochemical mechanisms of mercury methylation show that MeHg may be produced from different metabolism pathways, but there still exist no consistent conclusions on mercury methylation mechanism. Spatial distribution of MeHg producing in sediments and the rate of mercury methylation are controlled by the distribution of mercury methylation bacteria, therefore the geochemical factors in aquatic environments affect the distribution of methylation bacteria, methylation rate and MeHg producing.

**Key words:** methylation bacteria; methylmercury; sulfate-reducing bacteria; iron-reducing bacteria; phylogeny.

汞甲基化细菌在厌氧条件下将无机汞(Hg)转化成毒性很强的甲基汞(MeHg),通过生物富集或生物放大造成人类甲基汞暴露。甲基化细菌的种

类、分布和群落结构制约了水环境中甲基汞的生成、迁移转化和毒理作用。甲基化过程成为水环境中甲基汞的直接来源。研究表明,湖泊沉积物是甲基汞的净源(Feng *et al.*, 2009)。厌氧沉积物是甲基汞生成的主要环境,目前对沉积物中甲基汞含量、分布和甲基化率等方面已有很多研究报道。汞甲基化细

\* 中国科学院国际合作局中俄合作项目(200923)和国家重点基础研究计划项目(2006CB403200)资助。

\*\* 通讯作者 E-mail: liangxiaobing@vip.skleg.cn

收稿日期: 2012-07-17 接受日期: 2012-11-05

菌主要是硫酸盐还原菌 (sulfate-reducing bacteria, SRB) 和铁还原菌 (iron-reducing bacteria, IRB)。硫酸盐还原菌和铁还原菌种类较多,在“门(Phylum)”的级别中即有不同的分布,但是仅有部分硫酸盐还原菌和铁还原菌被证实具有汞甲基化的能力。汞甲基化生化机理的研究表明,不同的代谢途径参与了汞的甲基化过程,但完全揭示汞的甲基化机理仍需进一步的研究。研究表明,多种地球化学因素影响水环境中甲基汞的生成、甲基化率和甲基汞产生的空间位置。虽然对汞甲基化细菌和甲基汞生成有大量的研究报道,但是仍存在以下问题需要进一步阐明: 1) 沉积物中汞甲基化细菌的种类、群落结构和分布规律; 2) 为什么同一分类级别中,只有部分细菌具有汞甲基化的功能? 甲基化作用是否具有针对某种或某类细菌的专一性和特殊性? 这种专一性与汞甲基化机理中的基因表达和蛋白质(酶)种类有何联系? 3) 甲基化细菌和甲基汞生成的耦合关系,甲基化细菌的种类、丰度和群落结构是怎样影响甲基汞生成的? 4) 地球化学因素变化是怎样影响汞甲基化细菌和甲基化率变化的? 本文综述和讨论了水环境中甲基化细菌及汞甲基化作用的相关问题,以期对相关研究提供指导。

## 1 汞甲基化细菌的种类和系统发生关系

自发现生物具有汞甲基化的能力以来 (Jensen & Jernelöv, 1969), 荧光假单胞菌 (*Pseudomonas fluorescens*)、草分枝杆菌 (*Mycobacterium phlei*)、大肠杆菌 (*Escherichia coli*)、产气杆菌 (*Aerobacter aerogenes*)、巨大芽孢杆菌 (*Bacillus megaterium*)、匙形梭状芽孢杆菌 (*Clostridium cochlearium*)、粗糙链孢菌 (*Neospora crassa*)、黑曲霉 (*Aspergillus niger*)、短帚霉 (*Scopulariopsis brevicatilis*) 和酿酒酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*) 等细菌或真菌被相继发现具有汞甲基化的能力 (Landner, 1971; Yamada & Tonomura, 1972; Vonk & Sijpesteijn, 1973; Reisinger *et al.*, 1983)。汞甲基化微生物被认为广泛分布于细菌和真菌中,但是很多被认为具有汞甲基化能力的微生物没有进一步的研究证明其在环境中发挥汞甲基化的作用。目前的研究认为,汞甲基化细菌主要是硫酸盐还原菌 (SRB) 和铁还原菌 (IRB)。相对于铁还原菌和其他微生物来说,硫酸盐还原菌被证明是水环境中产生单甲基汞的主要生物 (Ekstrom & Morel, 2008; Avramescu *et al.*, 2011; Wu *et al.*, 2011)。

从系统发生关系来看,产生甲基汞的硫酸盐还原菌和铁还原菌都属于  $\delta$ -变形菌纲 (Deltaproteobacteria)。 $\delta$ -变形菌纲中的汞甲基化细菌包括属于脱硫弧菌目 (Desulfovibrionales) 和脱硫细菌目 (Desulfobacterales) 的硫酸盐还原菌以及脱硫单胞菌目 (Desulfuromonales) 的铁还原菌。尽管硫酸盐还原菌至少分布在细菌的 4 个门 (Phylum) 中,但最特征性的汞甲基化硫酸盐还原菌是 Desulfovibrionaceae、Desulfobacteraceae 和 Desulfobulbaceae 3 个科 (Family) 的成员 (Ranchou-Peyruse *et al.*, 2009)。在硫酸盐还原菌科的分类级别中,Desulfobacteraceae 是最重要的汞甲基化细菌 (Acha *et al.*, 2011)。硫酸盐还原菌的 6 个类群中 (Daly *et al.*, 2000), *Desulfobacterium*、*Desulfobacter* 和 *Desulfococcus-Desulfonema-Desulfosarcina* 3 类群属于 Desulfobacteraceae; *Desulfovibrio* 和 *Desulfomicrobium* 分别属于 Desulfovibrionaceae 和 Desulfomicrobiaceae; *Desulfobulbus* 属于 Desulfobulbaceae; *Desulfotomaculum* 是属于厚壁菌门 (Firmicute) 的革兰氏阳性硫酸盐还原菌,目前还没有发现该类硫酸盐还原菌具有产生甲基汞的功能。产生甲基汞的铁还原菌主要分布在除硫单胞菌科 (Desulfuromonadaceae) 和地杆菌科 (Geobacteraceae)。这 2 个科所属的地杆菌属 (*Geobacter*)、脱硫单胞菌属 (*Desulfuromonas*)、暗杆菌属 (*Pelobacter*) 和硫还原弯形菌属 (*Desulfuromusa*) 组成了  $\delta$ -变形菌纲内的一个单源的类群 (Lonergan *et al.*, 1996)。地杆菌和脱硫单胞菌还原 Fe(III)、硝酸盐或延胡索酸盐时产生甲基汞,而有的研究认为,海洋细菌希瓦氏菌 (*Shewanella*) 不产生甲基汞 (Kerin *et al.*, 2006)。地杆菌和脱硫单胞菌非常接近已知的属于  $\delta$ -变形菌纲的硫酸盐还原菌 (Kerin *et al.*, 2006)。因此,从系统发生的角度来说,汞甲基化细菌主要是  $\delta$ -变形菌纲及以下的部分目、科和属的细菌。

根据利用不同底物作为电子供体的差异,硫酸盐还原菌分为醋酸利用型 (acetate-utilizing SRB)、乳酸利用型 (lactate-utilizing SRB) 和丙酮酸利用型 (propionate-utilizing SRB) 硫酸盐还原菌 3 个类型,分别以乳酸、醋酸和丙酮酸作为电子供体。它们分别具有不同的汞甲基化能力。醋酸利用型的硫酸盐还原菌甲基化率显著高于非醋酸利用型的硫酸盐还原菌 (King *et al.*, 2000)。而有研究认为,不完全醋酸氧化 (*Desulfobulbus propionicus* 1pr3) 和完全醋酸氧化 (*Desulfococcus multivorans* 1be1) 硫酸盐还原菌

具有相同的甲基化率( Ekstrom *et al.* ,2003)。

并非所有的硫酸盐还原菌和铁还原菌都产生甲基汞,只有部分亚类或菌株能产生甲基汞( Ranchou-Peyruse *et al.* ,2009; Gilmour *et al.* ,2011)。已确定能产生甲基汞的硫酸盐还原菌和铁还原菌的系统发生关系见图1。同一科、属的硫酸盐还原菌和铁还原菌中有些能甲基化汞,有些不能。目前,对于哪些亚类或菌株能产生甲基汞现在并不十分清楚。因此,有待进一步研究汞甲基化细菌的种类和系统发生关系。

## 2 甲基化细菌分布及甲基汞生成的空间位置

沉积物中甲基汞产生的空间位置受汞甲基化细菌的垂直空间分布和群落结构变化的制约,并且受环境因素影响。对于沉积物中甲基化细菌分布和甲基汞生成的主要空间位置并不清楚。在不同的环境条件下,甲基化细菌分布和甲基汞生成具有差异,因此,空间分布位置也不固定,随环境条件而变化。Sunderland 等(2004)对河口海湾的研究认为,对于

接近潮汐控制的循环涡流中心采样点的混合沉积物甲基汞产生在表层15 cm,物理的混合作用影响甲基汞的分布,而非混合沉积物则产生在表层3~5 cm。Han 等(2007)研究认为,汞甲基化率在表层0~2.5 cm较高。Feng 等(2009)对同一河流上2个库龄不同水库的研究表明,甲基汞主要分布在表层沉积物,东风水库中主要在表层4~5 cm,而且热季节沉积物的甲基汞含量明显高于冷季节。

湖泊沉积物中甲基汞产生的主要空间位置与硫酸盐还原菌和铁还原菌的空间分布、数量、种类和群落结构有关。许多研究发现,汞甲基化大多稳定发生在微生物的硫酸盐和三价铁还原带( Hammerschmidt & Fitzgerald ,2004; Hollweg *et al.* ,2009)。研究表明,硫酸盐还原菌分布范围较广,不仅局限于表层5 cm的沉积物,同时它们的分布范围随季节而变化。而且铁还原菌的分布和对汞甲基化的贡献并不十分清楚,因此,汞甲基化细菌硫酸盐还原菌和铁还原菌的分布和对汞甲基化的贡献仍需进一步研究。沉积物中甲基汞分布的研究结果也表明,甲基

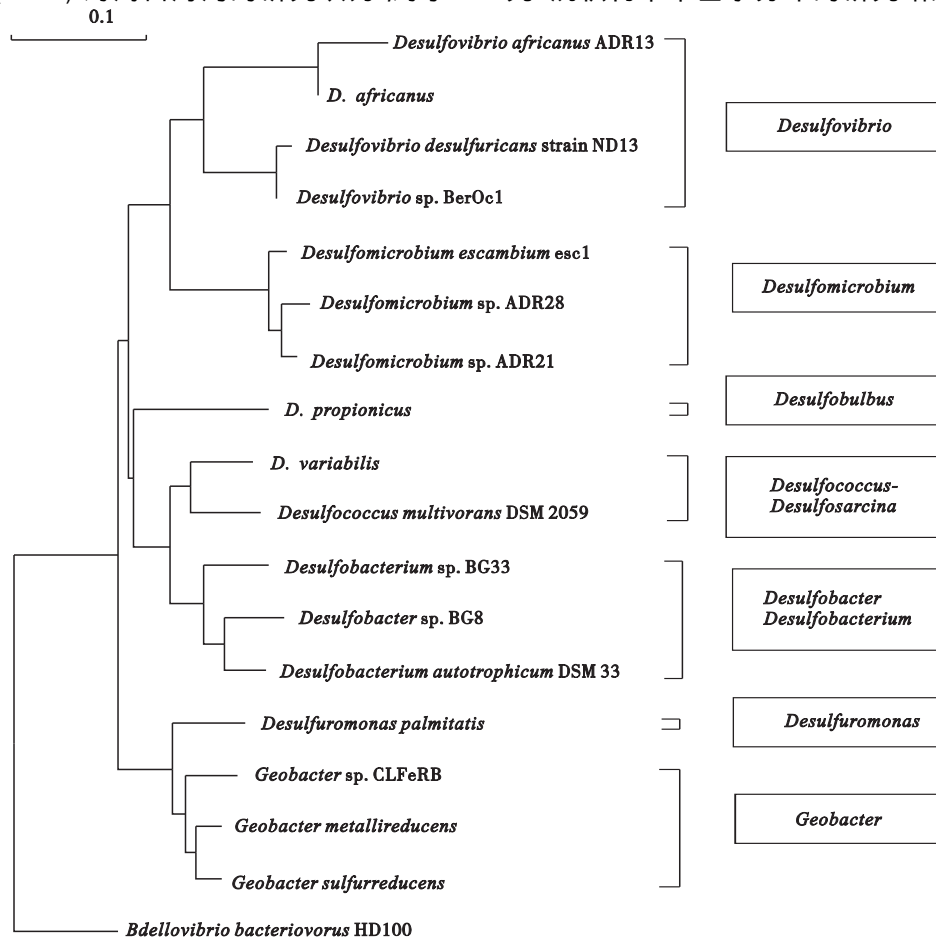


图1 汞甲基化细菌的系统发育树  
Fig.1 Phylogenetic tree of mercury methylation bacteria

汞不仅存在于表层 5 cm 以下的沉积物中仍有较高含量的甲基汞存在,而且随季节变化具有差异。对东风水库和乌江渡水库沉积物中甲基汞的分布研究表明,甲基汞在上层沉积物浓度较高而且随季节而有所变化(Feng *et al.*, 2009),分布模式不仅仅局限在表层 5 cm 的范围内。在甲基汞相对含量较低的垂直空间是否存在细菌的甲基化过程以及甲基化率的强度有多大?有待在甲基化细菌分布研究的基础上得以阐明。对受煤矿污染而  $\text{SO}_4^{2-}$  和铁、锰含量较高的阿哈湖沉积物中甲基汞分布的研究表明,表层沉积物含量较高而且随深度而降低,并具有随季节变化而改变的分布模式(Feng *et al.*, 2011)。阿哈湖上游采样点在枯水期也存在下层沉积物甲基汞含量相对较高的个例。加拿大几个湖泊沉积物中甲基汞的分布趋势有所差异,表层 6 cm 含量降低,然后相对保持不变,8 cm 开始增加,14 cm 达到峰值(He *et al.*, 2007)。对具有点源污染的百花湖沉积物中甲基汞的研究表明,不同采样点具有不同的分布规律,并非都是表层 5 cm 的沉积物中含量较高(Yan *et al.*, 2008)。北极湖泊沉积物中甲基汞的分布随深度呈降低趋势,在表层 1~2 cm 的沉积物中含量最高(Jiang *et al.*, 2011)。对海湾沉积物的研究表明,甲基汞分布呈不同的趋势,有下层含量增高、中间层面出现峰值、上层和下层分别出现较高含量以及含量随深度变化不大等各种类型,甲基化主要发生在表层 20 cm(Schäfer *et al.*, 2010)。显然,自然水体沉积物中甲基汞含量和甲基化作用具有不同的模式,沉积物中汞甲基化规律以及与微生物分布和群落结构的关系还不清楚。因此,自然水体中甲基汞生成的主要空间位置及其与甲基化细菌分布的耦合关系还有待进一步研究。

汞甲基化细菌的定量分析对于汞甲基化细菌和甲基汞生成的耦合关系研究十分重要。以培养为基础和独立于培养的分子方法常用于在定量或半定量的基础上研究甲基化细菌的分布与群落结构。硫酸盐还原菌和铁还原菌的定量研究通常采用荧光原位杂交(FISH)和定量 PCR(Q-PCR)的方法(Kondo *et al.*, 2004, 2008; Stubner, 2004; Wang *et al.*, 2008; Bryukhanov *et al.*, 2011)。MPN 的定量方法也被采用,但是该方法具有依赖于培养的限制性,测定值低于实际值。随着基因序列的不断丰富,不断设计出新的特异性引物和探针使得这些定量方法不断改进(Giloteaux *et al.*, 2010)。

### 3 汞甲基化的生化机理

汞甲基化的生化机理主要是通过硫酸盐还原菌的研究获得,包括 *Desulfovibrio desulfuricans* LS(Choi & Bartha, 1993; Choi *et al.*, 1994a) 和 *Desulfobulbus propionicus* (1pr3)(Ekstrom *et al.*, 2003) 等。*Desulfovibrio desulfuricans* ND132 与 *Desulfobulbus propionicus* 具有代谢的相似性,被用于研究汞的甲基化过程(Biswas *et al.*, 2011)。近期的研究获得了 *Desulfovibrio desulfuricans* ND132 菌株 3.8-Mb(Brown *et al.*, 2011a) 和 *Desulfovibrio africanus* 菌株 4.2-Mb(Brown *et al.*, 2011b) 的基因组序列。但是,汞甲基化机理的研究进展不明显,还有很多问题需要阐明。

汞甲基化是微生物通过一系列的代谢途径将甲基传递给汞形成甲基汞的过程。研究表明,甲基汞生成途径具有多样性,目前还不能解释为什么只有部分微生物具有甲基化的功能,它们具有什么独特的代谢途径产生甲基汞。Choi 等(1994a) 研究认为,甲基汞的甲基来源于丝氨酸(serine),因为研究结果认为具有汞甲基化功能的硫酸盐还原菌 *D. desulfuricans* LS 中存在较高活性的羟甲基转移酶(hydroxymethyltransferase)。该酶催化丝氨酸形成一碳单位,然后转移甲基给汞形成甲基汞。与四氢叶酸( $\text{FH}_4$ ) 结合在一起的  $\text{N}^5$ -甲基四氢叶酸( $\text{N}^5\text{-CH}_3\text{-FH}_4$ ) 在  $\text{N}^5$ -甲基四氢叶酸转甲基酶(又称甲硫氨酸合成酶)的作用下,以维生素 B12 为辅酶,转甲基形成甲硫氨酸。甲硫氨酸在转甲基之前,在腺苷转移酶的催化下与 ATP 作用,生成活性甲硫氨酸——S-腺苷甲硫氨酸(S-adenosyl methionine, SAM) 然后在甲基转移酶的作用下将甲基转移给甲基受体。Choi 等(1994a) 研究表明,硫酸盐还原菌 *Desulfovibrio desulfuricans* LS 中乙酰辅酶 A 途径的酶活性较低,甲基汞合成与乙酰辅酶 A 合成途径竞争甲基。

汞甲基化机理的研究发现汞甲基化具有不同的途径。汞甲基化途径被认为是通过维生素 B12 传递甲基给汞形成甲基汞,而其中甲基钴胺素中的甲基来自甲基四氢叶酸(Choi *et al.*, 1994a),而且甲基四氢叶酸和无机汞合成甲基汞的两步甲基转移反应均由酶催化(Choi *et al.*, 1994b)。其他的研究则认为,除了此途径外,很多不完全氧化硫酸盐还原菌不利用乙酰辅酶 A 途径进行代谢或者汞甲基化,并且可能不需要维生素 B12 产生甲基汞(Ekstrom *et al.*, 2003)。Ekstrom 和 Morel(2008) 进一步的研究

认为,完全氧化硫酸盐还原菌运用乙酰辅酶 A 途径为主要碳代谢途径,在缺少 Co 和维生素 B12 时,每个细胞产生的甲基汞要少 3 倍。而不完全氧化硫酸盐还原菌则缺少乙酰辅酶 A 途径。因此,汞甲基化在 2 个不同菌株中具有依赖于和不依赖维生素 B12 的 2 种甲基化途径,Co 的缺失有可能限制环境中汞的甲基化作用( Ekstrom & Morel 2008)。研究表明,只有部分硫酸盐还原菌和铁还原菌的亚类具有汞甲基化的能力( Gilmour *et al.*, 2011)。因此,部分细菌是否有独特的代谢途径来产生甲基汞需要进一步研究。

#### 4 汞甲基化细菌和甲基化率的地球化学影响因素

地球化学因素是决定海岸生物汞暴露的主要因素,对无机汞到甲基汞的转化量、甲基化细菌活性及无机汞可利用性产生影响( Sunderland *et al.*, 2004)。汞甲基化率受环境地球化学因素影响和制约。水环境地球化学因素直接影响汞甲基化细菌的分布和甲基化率。因此,了解这些因素及影响机制有助于认识水环境中甲基汞的变化规律。甲基汞的环境浓度反映的是净甲基化,很少超过沉积物总汞的 1% ~ 1.5%( Avramescu *et al.*, 2011)。甲基化率(MMR)是甲基汞的实际合成率。采用稳定同位素加入法可测定汞的甲基化率和去甲基化率( Hintelmann & Harris, 2004; Bridou *et al.*, 2011)。由于硫酸盐还原菌是淡水沉积物的主要甲基汞产生细菌,研究表明,环境因素影响淡水沉积物中的硫酸盐还原率和甲基汞产生率。沉积物柱状样的甲基化率(MMR)与硫酸盐还原率(SRR) ( $r = 0.99$ )、硫酸根( $r = 0.97$ )和有机质( $r = 0.83$ )具有强的相关关系( Choi & Bartha, 1994)。在地球化学影响因素中,许多研究证明,硫酸根刺激淡水沉积物和湿地甲基汞的产生( Harmon *et al.*, 2004; Wiener *et al.*, 2006)。无机硫化物(S(-II))、pH 和溶解有机质影响无机汞的甲基化率或甲基汞的富集( Merritt & Amirbahman, 2009)。湖泊酸化增加单甲基汞的富集( Munthe *et al.*, 2007)。对湖泊来说,影响硫酸盐还原菌和铁还原菌分布和群落结构变化的环境地球化学因素与甲基汞生成具有密切的关系。季节和水深变化造成的湖泊沉积物厌氧环境变化对硫酸盐还原菌和铁还原菌具有重要的影响。

受溶解度和化学形态影响的汞的生物可利用性是厌氧沉积物甲基汞产生的主要控制因素( Benoit

*et al.*, 1999; Hammerschmidt & Fitzgerald, 2004; Drott *et al.*, 2007)。研究认为,铁硫化物(FeS)等通过形成带电荷的 Hg(II)-多聚硫化物降低中性 Hg(II)-硫化物(主要是 HgS)的生物可利用性,从而抑制汞的甲基化( Liu *et al.*, 2009)。增加沉积物中的 Fe<sup>2+</sup> 能降低汞的甲基化率( Mehrotra & Sedlak, 2005)。在硫酸盐含量较高的海湾沉积物,铁还原活动的增加抑制甲基汞的形成( Han *et al.*, 2008)。这些研究结果均表明铁硫化物对汞甲基化的抑制作用。

有机质含量是影响甲基化率的重要因素,同时也是影响硫酸盐还原菌的重要因素。溶解有机质(DOM)通过形成 Hg-DOM 和 CH<sub>3</sub>Hg-DOM 复合物控制着汞的形态变化,影响汞的生物利用性,从而影响甲基汞形成的量和甲基化率( Barkay *et al.*, 1997; Dong *et al.*, 2010)。

硫酸根浓度也是影响甲基汞生成的因素之一。在 30 d 的硫酸盐还原菌培养实验中,无机汞加入到淡水沉积物导致甲基汞浓度增加,加入中等浓度的硫酸根较更低或高浓度硫酸根产生较高含量的甲基汞( Shao *et al.*, 2012)。对严重富营养化的湖泊滇池沉积物的研究认为,总硫与甲基汞有显著的相关关系,硫在汞甲基化过程中起重要的作用( Wang *et al.*, 2012)。硫化氢浓度增加导致硫酸盐还原率和甲基汞浓度呈指数递减,Fe(II)或者 Fe(III)浓度增加,在低浓度时增加甲基汞浓度,而随着浓度的继续增高达到高水平时,甲基汞浓度降低( Han *et al.*, 2008)。

#### 5 展望

汞甲基化细菌及其制约的甲基汞生成具有生态环境和人体健康影响,是环境汞研究的重要方向。主要的汞甲基化细菌-硫酸盐还原菌和铁还原菌在水环境中的分布和群落结构是阐明甲基汞生成和环境因素的重要影响因素,今后需要进一步运用培养为基础和独立于培养的分子方法对甲基化细菌的多样性、丰度、群落组成和时空分布展开研究。荧光原位杂交(FISH)、定量 PCR(QPCR)和变性梯度凝胶电泳(DGGE)等定量和半定量方法将为主要的研究方法,并且随着基因库中硫酸盐还原菌和铁还原菌 DNA 序列的不断增加,新的特异性引物的设计和优化将取得进展。

对甲基化细菌空间分布定量研究的基础上,甲

基化细菌与甲基汞生成的耦合关系的研究需要进一步开展。在甲基汞生成的量化方面,不同的甲基化细菌和群落组成对甲基汞生成的定量贡献份额是重要的研究方向之一。对阐明生物控制下的甲基汞生成及其地球化学循环和生态环境影响等方面具有重要的意义。

汞甲基化作用的生化和分子机理并不十分清楚,还有很多问题有待解决。不同种类的甲基化细菌通过什么代谢途径转甲基给汞形成甲基汞?细菌进行汞甲基化的关键基因及其多样性?主要的汞甲基化细菌-硫酸盐还原菌和铁还原菌中哪些种类能产生甲基汞?它们产生甲基汞的机理以及为什么相似的细菌却不能产生甲基汞?这些问题有望在今后的工作中得以阐明。

汞甲基化细菌和甲基汞产生的地球化学影响因素也是今后进一步研究的重要方向之一。地球化学因素影响甲基化细菌分布和甲基汞生成。环境中地球化学因素与甲基化细菌和甲基汞生成的对应关系在今后的研究中需要进一步阐明。地球化学因素对甲基化细菌分布和甲基汞生成的影响及其机理需要进一步研究,并且在甲基化细菌生成甲基汞的量化方面将会取得进展。

#### 参考文献

- Acha D, Hintelmann H, Yee J. 2011. Importance of sulfate reducing bacteria in mercury methylation and demethylation in periphyton from Bolivian Amazon region. *Chemosphere*, **82**: 911–916.
- Avramescu ML, Yumvihoze E, Hintelmann H, et al. 2011. Biogeochemical factors influencing net mercury methylation in contaminated freshwater sediments from the St. Lawrence River in Cornwall, Ontario, Canada. *Science of the Total Environment*, **409**: 968–978.
- Barkay T, Gillman M, Turner RR. 1997. Effects of dissolved organic carbon and salinity on bioavailability of mercury. *Applied and Environmental Microbiology*, **63**: 4267–4271.
- Benoit JM, Gilmour CC, Mason RP, et al. 1999. Sulfide controls on mercury speciation and bioavailability to methylating bacteria in sediment pore water. *Environmental Science & Technology*, **33**: 951–957.
- Biswas A, Brooks SC, Miller CL, et al. 2011. Bacterial growth phase influences methylmercury production by the sulfate-reducing bacterium *Desulfovibrio desulfuricans* ND132. *Science of the Total Environment*, **409**: 3943–3948.
- Bridou R, Monperrus M, Gonzalez PR, et al. 2011. Simultaneous determination of mercury methylation and demethylation capacities of various sulfate-reducing bacteria using species-specific isotopic tracers. *Environmental Toxicology & Chemistry*, **30**: 337–344.
- Brown SD, Gilmour CC, Kucken AM, et al. 2011a. Genome sequence of the mercury-methylating strain *Desulfovibrio desulfuricans* ND132. *Journal of Bacteriology*, **193**: 2078–2079.
- Brown SD, Wall JD, Kucken AM, et al. 2011b. Genome sequence of the mercury-methylating and pleomorphic *Desulfovibrio africanus* strain Walvis Bay. *Journal of Bacteriology*, **193**: 4037–4038.
- Bryukhanov AL, Korneeva VA, Kanapatskii TA, et al. 2011. Investigation of the sulfate-reducing bacterial community in the aerobic water and chemocline zone of the Black Sea by the FISH technique. *Microbiology*, **80**: 108–116.
- Choi SC, Bartha R. 1993. Cobalamin-mediated mercury methylation by *Desulfovibrio Desulfuricans* LS. *Applied and Environmental Microbiology*, **59**: 290–295.
- Choi SC, Bartha R. 1994. Environmental factors affecting mercury methylation in estuarine sediments. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, **53**: 805–812.
- Choi SC, Chase TJr, Bartha R, 1994a. Metabolic pathways leading to mercury methylation in *Desulfovibrio desulfuricans* LS. *Applied and Environmental Microbiology*, **60**: 4072–4077.
- Choi SC, Chase TJr, Bartha R. 1994b. Enzymatic catalysis of mercury methylation by *Desulfovibrio desulfuricans* LS. *Applied and Environmental Microbiology*, **60**: 1342–1346.
- Daly K, Sharp RJ, McCarthy AJ. 2000. Development of oligonucleotide probes and PCR primers for detecting phylogenetic subgroups of sulfate-reducing bacteria. *Microbiology*, **146**: 1693–1705.
- Dong W, Liang L, Scott B, et al. 2010. Roles of dissolved organic matter in the speciation of mercury and methylmercury in a contaminated ecosystem in Oak Ridge, Tennessee. *Environmental Chemistry*, **7**: 94–102.
- Drott A, Lambertsson L, Björn E, et al. 2007. Importance of dissolved neutral mercury sulfides for methyl mercury production in contaminated sediments. *Environmental Science & Technology*, **41**: 2270–2276.
- Ekstrom EB, Morel FM. 2008. Cobalt limitation of growth and mercury methylation in sulfate-reducing bacteria. *Environmental Science & Technology*, **42**: 93–99.
- Ekstrom EB, Morel FMM, Benoit JM. 2003. Mercury methylation independent of the acetyl-coenzyme a pathway in sulfate-reducing bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, **69**: 5414–5422.
- Feng X, Bai W, Shang L, et al. 2011. Mercury speciation and distribution in Aha Reservoir which was contaminated by coal mining activities in Guiyang, Guizhou, China. *Applied Geochemistry*, **26**: 213–221.
- Feng X, Jiang H, Qiu G, et al. 2009. Geochemical processes of mercury in Wujiangdu and Dongfeng reservoirs, Guizhou, China. *Environmental Pollution*, **157**: 2970–2984.
- Gilmour CC, Elias DA, Kucken AM, et al. 2011. Sulfate-reducing bacterium *Desulfovibrio desulfuricans* ND132 as a model for understanding bacterial mercury methylation. *Applied and Environmental Microbiology*, **77**: 3938–3951.
- Giloteaux L, Goni-Urriza M, Duran R. 2010. Nested PCR and new primers for analysis of sulfate-reducing bacteria in low-cell-biomass environments. *Applied and Environmental Microbiology*, **76**: 2856–2865.
- Hammerschmidt CR, Fitzgerald WF. 2004. Geochemical controls on the production and distribution of methylmercury in

- near-shore marine sediments. *Environmental Science & Technology*, **38**: 1487 – 1495.
- Han S, Obraztsova A, Pretto P, et al. 2007. Biogeochemical factors affecting mercury methylation in sediments of the Venice Lagoon, Italy. *Environmental Toxicology & Chemistry*, **26**: 655 – 663.
- Han S, Obraztsova A, Pretto P, et al. 2008. Sulfide and iron control on mercury speciation in anoxic estuarine sediment slurries. *Marine Chemistry*, **111**: 214 – 220.
- Harmon SM, King JK, Gladden JB, et al. 2004. Methylmercury formation in a wetland mesocosm amended with sulfate. *Environmental Science & Technology*, **38**: 650 – 656.
- He T, Lu J, Yang F, et al. 2007. Horizontal and vertical variability of mercury species in pore water and sediments in small lakes in Ontario. *Science of the Total Environment*, **386**: 53 – 64.
- Hintelmann H, Harris R. 2004. Application of multiple stable mercury isotopes to determine the adsorption and desorption dynamics of Hg(II) and MeHg to sediments. *Marine Chemistry*, **90**: 165 – 173.
- Hollweg TA, Gilmour CC, Mason RP. 2009. Methylmercury production in sediments of Chesapeake Bay and the mid-Atlantic continental margin. *Marine Chemistry*, **114**: 86 – 101.
- Jiang S, Liu X, Chen Q. 2011. Distribution of total mercury and methylmercury in lake sediments in Arctic Ny-Ålesund. *Chemosphere*, **83**: 1108 – 1116.
- Jensen S, Jernelöv A. 1969. Biological methylation of mercury in aquatic organisms. *Nature*, **223**: 753 – 754.
- Kerin EJ, Gilmour CC, Roden E, et al. 2006. Mercury methylation by dissimilatory iron-reducing bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, **72**: 7919 – 7921.
- King JK, Kostka JE, Frischer ME, et al. 2000. Sulfate-reducing bacteria methylate mercury at variable rates in pure cultures and marine sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, **66**: 2430 – 2437.
- Kondo R, Nedwell DB, Purdy KJ, et al. 2004. Detection and enumeration of sulfate-reducing bacteria in estuarine marine sediments by competitive PCR. *Geomicrobiology Journal*, **21**: 145 – 157.
- Kondo R, Shigematsu K, Butani J. 2008. Rapid enumeration of sulphate-reducing bacteria from aquatic environments using real-time PCR. *Plankton & Benthos Research*, **3**: 180 – 183.
- Landner L. 1971. Biochemical model for the biological methylation of mercury suggested from methylation studies in vivo with *Neurospora crassa*. *Nature*, **230**: 452 – 454.
- Liu J, Valsaraj KT, Delaune RD. 2009. Inhibition of mercury methylation by iron sulfides in an anoxic sediment. *Environmental Engineering Science*, **26**: 833 – 840.
- Lonergan DJ, Jenter HL, Coates JD, et al. 1996. Phylogenetic analysis of dissimilatory Fe(III)-reducing bacteria. *Journal of Bacteriology*, **178**: 2402 – 2408.
- Mehrotra AS, Sedlak DL. 2005. Decrease in net mercury methylation rates following iron amendment to anoxic wetland sediment slurries. *Environmental Science & Technology*, **39**: 2564 – 2570.
- Merritt KA, Amirbahman A. 2009. Mercury methylation dynamics in estuarine and coastal marine environments: A critical review. *Earth-Science Reviews*, **96**: 54 – 66.
- Munthe J, Bodaly RA, Branfireun BA, et al. 2007. Recovery of mercury-contaminated fisheries. *Ambio*, **36**: 33 – 44.
- Ranchou-Peyruse M, Monperrus M, Bridou R, 2009. Overview of mercury methylation capacities among anaerobic bacteria including representatives of the sulphate-reducers: Implications for environmental studies. *Geomicrobiology Journal*, **26**: 1 – 8.
- Reisinger K, Stoeppler M, Niirnberg HW. 1983. Biological methylation of inorganic mercury by *Saccharomyces cerevisiae*: A possible environmental process? *Fresenius' Zeitschrift für Analytische Chemie*, **316**: 612 – 615.
- Schäfer J, Castelle S, Blanc G, et al. 2010. Mercury methylation in the sediments of a macrotidal estuary (Gironde Estuary, south-west France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **90**: 80 – 92.
- Shao D, Kang Y, Wu S, et al. 2012. Effects of sulfate reducing bacteria and sulfate concentrations on mercury methylation in freshwater sediments. *Science of the Total Environment*, **424**: 331 – 336.
- Stubner S. 2004. Quantification of Gram-negative sulphate-reducing bacteria in rice field soil by 16S rRNA gene-targeted real-time PCR. *Journal of Microbiological Methods*, **57**: 219 – 230.
- Sunderland EM, Gobas FAPC, Heyes A, et al. 2004. Speciation and bioavailability of mercury in well-mixed estuarine sediments. *Marine Chemistry*, **90**: 91 – 105.
- Vonk SW, Sijpesteijn AK. 1973. Studies on the methylation of mercuric chloride by pure cultures of bacteria and fungi. *Antonie van Leeuwenhoek*, **39**: 505 – 513.
- Wang MY, Liang XB, Yuan XY, et al. 2008. Analyses of the vertical and temporal distribution of sulfate-reducing bacteria in Lake Aha (China). *Environmental Geology*, **54**: 1 – 6.
- Wang S, Zhang M, Li B, et al. 2012. Comparison of mercury speciation and distribution in the water column and sediments between the algal type zone and the macrophytic type zone in a hypereutrophic lake (Dianchi Lake) in Southwestern China. *Science of the Total Environment*, **417** – **418**: 204 – 213.
- Wiener JG, Knights BC, Sandheinrich MB, et al. 2006. Mercury in soils, lakes, and fish in Voyageurs National Park (Minnesota): Importance of atmospheric deposition and ecosystem factors. *Environmental Science & Technology*, **40**: 6261 – 6268.
- Wu H, Ding Z, Liu Y, et al. 2011. Methylmercury and sulfate-reducing bacteria in mangrove sediments from Jiulong River Estuary, China. *Journal of Environmental Sciences*, **23**: 14 – 21.
- Yamada M, Tonomura K. 1972. Formation of methylmercury compounds from inorganic mercury by *Clostridium cochlearium*. *Journal of Fermentation Technology*, **50**: 159 – 166.
- Yan H, Feng X, Shang L, et al. 2008. The variations of mercury in sediment profiles from a historically mercury-contaminated reservoir, Guizhou province, China. *Science of the Total Environment*, **407**: 497 – 506.
- 
- 作者简介 梁小兵,男,1963年生,博士,研究员,主要从事微生物生态和生物地球化学研究。E-mail: liangxiaobing@vip.skleg.cn  
责任编辑 魏中青
-