

مروری بر باکتری‌های احیاکننده سولفات:

تنوع متابولیسمی، تعاملات زیست‌محیطی و کاربردهای زیست‌فناوری

لیلی دوستی^۱، فرشته نعیم‌پور^{۲*}

۱- دانشجوی ارشد مهندسی شیمی، دانشگاه علم و صنعت ایران

۲- دانشیار مهندسی شیمی، دانشگاه علم و صنعت ایران

پیام‌نگار: fnaeim@iust.ac.ir

چکیده

در این مقاله، جنبه‌های فیزیولوژیکی و متابولیسمی باکتری‌های احیاکننده سولفات (SRB) با تمرکز بر مسیرهای انرژی‌زا، سازوکارهای انتقال الکترون و نقش آن‌ها در چرخه زیست ژئوشیمیایی گوگرد مورد بررسی قرار گرفته است. SRB با استفاده از متابولیسم‌های هتروتروفی و اتوتروفی قادرند ترکیبات گوگردی را در شرایط بی‌هوازی به سولفید احیا کرده و در فرآیندهای پالایش زیستی و تثبیت تعادل ترکیبات گوگردی نقش کلیدی ایفا نمایند. همچنین، مسیرهای حفظ انرژی، مکانیسم‌های احیای سولفات و تعاملات میکروبی این گروه در اکوسیستم‌های مختلف تحلیل شده است. افزون بر این، کاربردهای زیست‌فناوری SRB در تصفیه فاضلاب‌های صنعتی غنی از سولفات و فلزات سنگین، چالش‌های زیست‌محیطی ناشی از فعالیت آن‌ها مانند خوردگی زیستی و تولید گاز H_2S تشریح گردیده است. بررسی پیشرفت‌های اخیر در استفاده از SRB در فناوری‌های نوین زیست‌محیطی، نشان‌دهنده ظرفیت بالای این میکروارگانیسم‌ها در کنترل آلودگی، بازیافت فلزات و تولید ترکیبات با ارزش زیستی است. این مطالعه دیدگاهی جامع از اهمیت اکولوژیکی، ظرفیت زیست‌فناورانه و چالش‌های مرتبط با SRB ارائه می‌دهد.

کلیدواژگان: باکتری‌های احیاکننده سولفات، انتقال الکترون، هتروتروفی و اتوتروفی، تصفیه زیستی فاضلاب

* تهران، دانشگاه علم و صنعت ایران، دانشکده مهندسی شیمی نفت و گاز، گرایش بیوتکنولوژی

۱. مقدمه

اتم گوگرد، یکی از عناصر ضروری حیات، در طبیعت با درجات اکسیداسیون متنوع (از ۲- تا ۶+) در ترکیبات مختلف گوگردی یافت می‌شود. سولفید (S^{2-}) احیاشده‌ترین و سولفات (SO_4^{2-}) اکسیدشده‌ترین حالت اتم گوگرد را دارا بوده و در این بین به ترتیب گوگرد عنصری (S^0)، تیوسولفات ($S_2O_3^{2-}$) و سولفیت (SO_3^{2-}) قرار می‌گیرند. ظرفیت گوگرد در این ترکیبات در جدول ۱ نشان داده شده است.

جدول ۱. ظرفیت‌های متداول اتم گوگرد در ترکیبات مختلف گوگردی.

Table 1. Common oxidation states of the sulfur atom in various sulfur compounds.

Compound	Formula	Oxidation states of sulfur
Sulfate	SO_4^{2-}	+6
Sulfite	SO_3^{2-}	+4
Thiosulfate	$S_2O_3^{2-}$	+2
Sulfur	S^0	0
Sulfide	S^{2-}	-2

این ترکیبات می‌توانند طی چرخه‌ای پیچیده به نام چرخه گوگرد به یکدیگر تبدیل شوند تا تعادل زیست ژئوشیمیایی این عنصر کلیدی در طبیعت حفظ شود. شکل ۱ شماتیکی از چرخه طبیعی گوگرد و ترکیبات اصلی این چرخه و همچنین تبدیل زیستی آن‌ها به یکدیگر را توسط میکروارگانیسم‌های مختلف نشان می‌دهد که با استفاده از نرم‌افزار آنلاین تخصصی بایورندر^۱ طراحی شده است. باکتری‌های اکسیدکننده گوگرد^۲ (SOB) می‌توانند ترکیبات گوگردی را اکسید نموده و در نهایت به سولفات تبدیل نمایند. فعالیت پیوسته چرخه گوگرد مستلزم احیای سولفات به سولفید است که در طبیعت توسط باکتری‌های بی‌هوازی احیاکننده سولفات^۳ (SRB) صورت می‌پذیرد؛ بنابراین، SRB ها نقش کلیدی در برقراری توازن ترکیبات گوگردی و تعادل این چرخه در طبیعت دارند [۱].

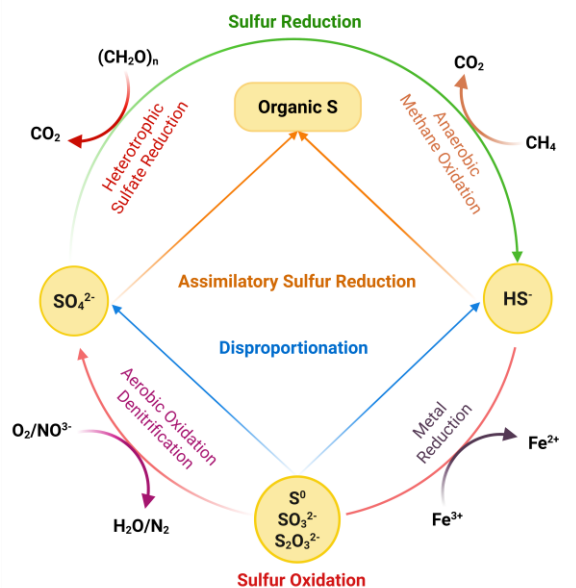
طی دهه‌های گذشته، به دلیل گسترش فعالیت‌های انسانی (استفاده بی‌رویه از سوخت‌های فسیلی و کودهای کشاورزی و همچنین تخلیه پساب‌های صنعتی به رودخانه‌ها و ...)، غلظت سولفات در محیط‌های آبی و خاکی افزایش یافته و منجر به مشکلات متعدد زیست محیطی شده است؛ بنابراین، با توجه به قوانین سخت‌گیرانه حفاظت از محیط زیست در جهان ضروری است که روش‌های مناسب برای کاهش غلظت سولفات در اکوسیستم‌های مختلف بکار گرفته شوند. در این بین، روش زیستی

¹ Biorender

² Sulfide oxidizing bacteria

³ Sulfate reducing bacteria

با استفاده از باکتری‌های احیاکننده سولفات می‌تواند نقش ویژه‌ای در کاهش این مشکلات ایفا نمایند.



شکل ۱. شماتیکی از چرخه زیست ژئوشیمیایی ترکیبات گوگردی.

Figure 1. Schematic representation of the biogeochemical cycle of sulfur compounds.

SRB ها در گستره وسیعی از زیستگاه‌های طبیعی و مصنوعی، از جمله رسوبات دریایی، آب‌های شیرین، خاک‌های شالیزار و گل‌ولای سواحل، محیط‌های آتشفشانی، روده انسان و حیوان و حتی سیستم‌های صنعتی مانند خطوط لوله نفت و پساب‌های صنعتی یافت می‌شوند. انعطاف‌پذیری متابولیکی SRB، آن‌ها را قادر ساخته تا در دامنه وسیعی از شرایط محیطی (دمایی، شوری، pH و میزان اکسیژن) و منابع مختلف کربنی و انرژی (لاکتات و استات یا H_2)، ترکیبات گوگردی (سولفات، سولفیت و یا تیوسولفات) را به صورت مؤثری به سولفید تبدیل نمایند [۲-۶]. سپس سولفید می‌تواند با فلزات سنگین واکنش داده و آن‌ها را به سولفیدهای فلزی نامحلول و پایدار تبدیل کند؛ فرایندی که هم‌زمان با نقش زیست پالایی، در تثبیت زیست‌محیطی آلاینده‌های فلزی نیز مؤثر است. از این رو، SRB نه تنها در بازیافت زیستی ترکیبات گوگردی بلکه در کاربردهای مهندسی محیط‌زیست نیز اهمیت فزاینده‌ای دارند [۷-۹].

در ادامه با توجه به نقش ویژه SRB ها در کاهش مشکلات زیست‌محیطی، ابتدا تقسیم‌بندی آن‌ها با توجه به خصوصیات فیلوژنتیکی^۱، مورفولوژیکی^۲ و متابولیکی آورده خواهد شد. سپس متابولیسم این باکتری‌ها از منظر منابع کربن و انرژی و چرخه‌های اختصاصی مورد بررسی قرار می‌گیرد. مکانیسم‌های مختلف احیای سولفات و مسیرهای متابولیکی مربوطه موضوع

¹ Phylogenetic

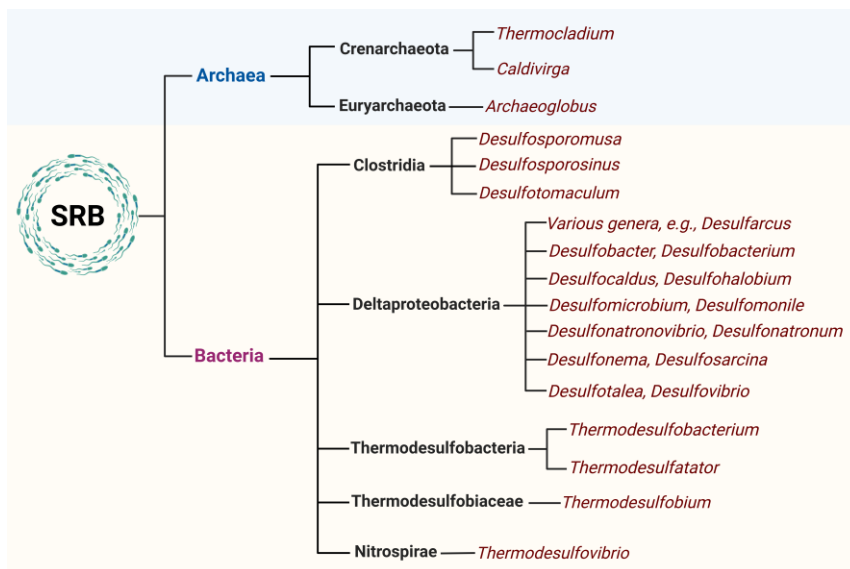
² Morphology

مهم دیگری است که در ادامه به آن پرداخته می‌شود. از آنجا که پایداری اکولوژیکی و کارآمدی متابولیک SRB به شدت متأثر از تعاملات آن‌ها با سایر گروه‌های میکروبی در محیط‌های بی‌هوازی است، در بخش بعدی به تحلیل این تعاملات پرداخته خواهد شد. در انتها، کاربردها و پیامدهای SRB‌ها در سیستم‌های زیستی و صنعتی با توجه به اهمیت آن‌ها ارائه و چالش‌ها و زمینه‌های مهم در فعالیت‌های تحقیقاتی آینده مشخص می‌شود.

۲. تقسیم‌بندی میکروارگانیسم‌های احیاکننده سولفات

۱-۲ تنوع فیلوژنتیکی

بسیاری از میکروارگانیسم‌ها، از جمله گیاهان عالی، جلبک‌ها، قارچ‌ها، باکتری‌ها و آرکی‌ها^۱ می‌توانند سولفات را به‌عنوان یک گیرنده الکترون نهایی استفاده می‌کنند، اما در سال ۱۸۹۵ میلادی محققان کشف کردند که توانایی استفاده از SO_4^{2-} به‌عنوان گیرنده نهایی الکترون بیشتر در پروکاریوت‌ها با اکثریت باکتری‌ها وجود دارد و این منجر به استفاده از عبارت باکتری‌های احیاکننده سولفات (SRB) به‌جای میکروارگانیسم‌های احیاکننده سولفات^۲ (SRM) شده است [۱۰، ۱۱]. همان‌طور که در شکل ۲ مشاهده می‌کنید SRB به‌طور کلی به هفت نژاد شامل پنج نژاد باکتریایی و دو نژاد آرکی‌ها تقسیم می‌شوند که در حال حاضر بیش از ۱۲۰ گونه و ۴۰ جنس از آن‌ها شناسایی شده‌اند و از معروف‌ترین آن‌ها می‌توان به آرکی‌گلوبوس^۳، دسولفوفیبریو^۴ و دسولفوتوماکولوم^۵ اشاره کرد [۴، ۱۲].



شکل ۲. درخت فیلوژنتیک توزیع انواع مختلف SRB.

¹ Archaea

² Sulfate Reducing Microorganism

³ *Archaeoglobus*

⁴ *Desulfovibrio*

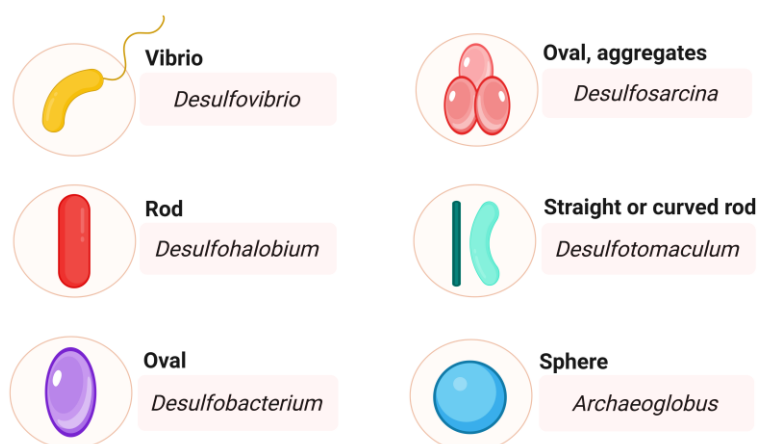
⁵ *Desulfotomaculum*

Figure 2. Phylogenetic tree showing the distribution of different SRB types.

۲-۲ تنوع مورفولوژیکی

سلول‌های SRB از نظر مورفولوژی به شکل‌های کروی، بیضوی، خمیده^۱، میله‌ای^۲ یا ویبریو^۳ با قطر ۳-۴/۰ m μ طبقه‌بندی می‌شوند که تصاویر مربوطه به همراه گونه شاخص هر مورد در شکل ۳ نشان داده شده است. بیشتر گونه‌های SRB غیر اسپورزا مانند *دسولفوویبریو* دارای مورفولوژی ویبریو خمیده و متحرک یا میله‌ای هستند که این باکتری‌ها معمولاً گرم منفی^۴ هستند، اما گونه‌های اسپورزا مانند *دسولفوتوماکولوم* از نوع گرم مثبت^۵ با مورفولوژی میله‌ای یا خمیده هستند [۱۳-۱۵].

Classification based on SRB morphology



شکل ۳. طبقه‌بندی SRB بر اساس مورفولوژی و گروه شاخص.

Figure 3. Classification of SRB based on morphology and representative groups.

۲-۳ تنوع متابولیسم^۶ (رشد هتروتروفی^۷ و اتوتروفی^۸)

از نظر منبع کربن و نوع دهنده الکترون از دو راهبرد متابولیسمی متمایز هتروتروفی و اتوتروفی برای رشد پیروی می‌کنند. هتروتروف‌ها مانند دیگر میکروارگانیسم‌ها از منابع آلی برای تأمین کربن و الکترون مورد نیاز خود استفاده می‌کنند. از دیدگاه زیست‌بوم‌شناسی، هتروتروف‌ها عمدتاً در محیط‌های غنی از مواد آلی مانند خاک، رسوبات رودخانه‌ای یا روده انسان یافت

- 1 Cruved
- 2 Rod
- 3 Vibrio
- 4 Gram negative Bacteria
- 5 Gram positive bacteria
- 6 Metabolism
- 7 Heterotrophic
- 8 Autotrophic

می‌شوند و برای رشد خود نیاز به منابع الکترون دهنده/ کربنی مانند لاکتات و استات دارند. مشاهدات حاکی از آن هستند که باکتری‌های استفاده‌کننده از لاکتات، در رسوبات دهانه رودخانه‌ها غالب هستند، در حالی که استفاده‌کننده‌ها از استات در رسوبات دریایی غالب می‌باشند. شناخته‌شده‌ترین گونه *دسولفوویبریو* که در زیستگاه‌های آبی، رسوبات رودخانه‌ای یا روده انسان حضور دارد تنها از لاکتات استفاده می‌کنند و توانایی استفاده از استات را ندارند، در حالی که گونه‌های مختلف *دسولفوتوماکولوم* که عمدتاً در خاک یافت می‌شود از استات استفاده می‌کنند [۱۶، ۱۷].

در متابولیسم اتوتروفی، SRB به دو دسته اتوتروف‌های کامل^۱ و اتوتروف‌های اختیاری^۲ یا متاتروفیک^۳ تقسیم می‌شوند. در اتوتروف‌های کامل، CO₂ به‌عنوان تنها منبع کربن مورد استفاده قرار می‌گیرد و الکترون دهنده در این حالت H₂ یا فرمات می‌باشند. گونه‌های *دسولفوباکتریوم اتوتروفیکوم*^۴ و *دسولفومیکروبیوم آپشرونوم*^۵ به ترتیب نمونه‌هایی از رشد با H₂ و فرمات در این حالت می‌باشند. حالت اتوتروف اختیاری (متاتروفی) نوعی حد واسط بین رشد هتروتروفی و اتوتروفی کامل محسوب می‌شود که در آن CO₂ همراه با استات به‌عنوان منبع کربن و H₂ به‌عنوان الکترون دهنده مورد استفاده قرار می‌گیرند. مشاهده شده که گونه معروف *دسولفوویبریو ولگاریس* هیلدن بارو^۶ حدود ۶۸-۷۶٪ کربن سلولی خود را از استات و مابقی را از CO₂ تأمین می‌کند. در حالی که اتوتروف‌ها قابلیت سازگاری بیشتری در محیط‌هایی با منابع آلی محدود یا غیرقابل دسترس دارند [۱۸].

۴-۲ تنوع مسیر اکسیداسیون (کامل^۷ و ناقص^۸)

از نظر مسیر اکسیداسیون ترکیبات آلی به دو گروه اکسیدکننده‌ی کامل و ناقص تقسیم می‌شوند. همان‌طور که در جدول ۲ مشاهده می‌شود گونه‌هایی مانند *دسولفوتوماکولوم* قادر به اکسیداسیون کامل ترکیبات آلی نظیر لاکتات به CO₂ هستند در حالی که گونه‌هایی از قبیل *دسولفوویبریو* تنها اکسیداسیون ناقص انجام داده و متابولیت‌هایی نظیر استات را به‌عنوان محصول نهایی تولید می‌کنند. به‌طور کلی، اکسیداسیون ناقص در باکتری‌هایی که اغلب در محیط‌های غنی از مواد آلی مانند رسوبات دهانه‌ی رودخانه‌ها مشاهده می‌شود رایج‌تر است. در مقابل، باکتری‌های اکسیدکننده کامل معمولاً در اکوسیستم‌های دریایی با سوبستراهای آلی محدود و غلظت بالاتر SO₄^{۲-} فراوان‌ترند. این انعطاف‌پذیری متابولیکی، بازتابی از سازگاری بالای SRB با طیف

¹ Completely Autotrophic

² Facultative Autotrophs

³ Metatrophic

⁴ *Desulfobacterium autotrophicum*

⁵ *Desulfomicrobium apsheronum*

⁶ *Desulfovibrio vulgaris* Hildenborough

⁷ Complete oxidation

⁸ Incomplete oxidation

گسترده‌ای از شرایط محیطی و نقش کلیدی آن‌ها در چرخه‌های کربن و گوگرد است [۴, ۱۷, ۱۸].

جدول ۲. طبقه‌بندی SRB بر اساس اکسیداسیون کامل و ناقص.

Table 2. Classification of SRB based on complete and incomplete oxidation.

Genus	Type of Oxidation	Ref.
<i>Desulfovibrio</i>	Incomplete	[4, 17, 18]
<i>Desulfohalobium</i>	Incomplete	[10]
<i>Desulfonatronum</i>	Incomplete	[10, 18]
<i>Desulfobulbus</i>	Incomplete	[10, 18]
<i>Desulforhopalus</i>	Incomplete	[4]
<i>Thermodesulfovibrio</i>	Incomplete	[19]
<i>Desulfonatronovibrio</i>	Complete	[18]
<i>Desulfomonile</i>	Incomplete/Complete	[20]
<i>Desulfotomaculu</i>	Incomplete/Complete	[4, 17, 18]

مرور ویژگی‌های فیلوژنتیکی، مورفولوژیکی و متابولیکی SRB ها نشان می‌دهد که این میکروارگانیسم‌ها از راهبردهای متنوعی برای رشد و سازگاری با زیستگاه‌های مختلف بهره می‌برند. با این حال، شناخت دقیق‌تر نقش آن‌ها در سامانه‌های زیستی مستلزم بررسی سازمان‌یافتگی مسیرهای متابولیکی و نحوه بهره‌برداری از منابع کربنی و الکترون دهنده است. بر این اساس، در بخش بعدی به تبیین مکانیسم‌های متابولیکی و فرآیندهای تولید و حفظ انرژی در SRB پرداخته خواهد شد.

۳. متابولیسم و مسیرهای متابولیکی در SRB

متابولیسم در باکتری‌های احیاکننده سولفات عمدتاً حول فرآیند تنفس بی‌هوازی متمرکز است که در آن سولفات به‌عنوان گیرنده نهایی الکترون در زنجیره انتقال الکترون عمل می‌کند. در این باکتری‌ها سولفات به سولفید احیا و ترکیبات آلی ساده مانند لاکتات، استات یا هیدروژن اکسید می‌شوند و تولید انرژی برای فعالیت‌های مختلف سلولی می‌نمایند. در مواردی که ترکیبات معدنی مانند CO₂ به‌عنوان منبع کربنی استفاده می‌شود، اکسیداسیون هیدروژن/ فرمات الکترون و انرژی لازم برای سلول‌ها را تأمین می‌نماید. تنوع متابولیسم، منابع کربن و الکترون دهنده در SRB به همراه واکنش کلی تبدیل سولفات به سولفید هنگام استفاده از منابع مختلف در جدول ۳ آورده شده است.

جدول ۳. تنوع متابولیسم، منبع کربن و منبع الکترون دهنده در SRB.

Table 3. Metabolic diversity, carbon sources, and electron donors in SRB.

Metabolism	Type of C-source	Sources* of		Overall Reaction of Sulfate Reduction to Sulfide	Ref.
		C	e ⁻		
Heterotrophic	Organic Acids	Form		$4 \text{HCOO}^- + \text{H}^+ + \text{SO}_4^{2-} \rightarrow 4 \text{HCO}_3^- + \text{HS}^-$	[10, 21]
		Pyr		$4 \text{CH}_3\text{COCOO}^- + \text{SO}_4^{2-} + 2 \text{H}_2 + 6 \text{H}_2\text{O} \rightarrow 4 \text{CH}_3\text{COO}^- + 4 \text{CO}_2 + \text{S}^{2-}$	[18, 21]
		Lac		$2 \text{CH}_3\text{CHOHCOO}^- + \text{SO}_4^{2-} \rightarrow 2 \text{CH}_3\text{COO}^- + \text{HS}^- + 2 \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$	[18]
	Volatile Fatty Acids	Ac		$\text{CH}_3\text{COO}^- + \text{SO}_4^{2-} \rightarrow 2 \text{HCO}_3^- + \text{HS}^-$	[18]
		Prop		$\text{C}_2\text{H}_5\text{COO}^- + 2 \text{SO}_4^{2-} + \text{H}_2 \rightarrow 3 \text{HCO}_3^- + 2 \text{HS}^- + \text{H}_2\text{O}$	[4]
	Alcohols	But		$\text{C}_3\text{H}_7\text{COO}^- + 3 \text{SO}_4^{2-} + 2 \text{H}_2 \rightarrow 4 \text{HCO}_3^- + 3 \text{HS}^- + 2 \text{H}_2\text{O}$	[10, 22]
		Met		$2 \text{CH}_3\text{OH} + \text{SO}_4^{2-} \rightarrow 2 \text{HCOO}^- + \text{HS}^- + 2 \text{H}_2\text{O} + \text{H}^+$	[18]
	Carbohydrates	Et		$2 \text{C}_2\text{H}_5\text{OH} + \text{SO}_4^{2-} \rightarrow 2 \text{CH}_3\text{COO}^- + \text{HS}^- + 2 \text{H}_2\text{O} + \text{H}^+$	[23, 24]
		Glc		$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 3 \text{SO}_4^{2-} \rightarrow 3 \text{HS}^- + 6 \text{HCO}_3^- + 3 \text{H}^+$	[4]
	Auto-trophic	Inorganic	CO_2	H_2 /Form	$\text{SO}_4^{2-} + 4 \text{H}_2 + \text{H}^+ \rightarrow \text{HS}^- + 4 \text{H}_2\text{O}$

* C: carbon, e⁻: electron, Form: formate, Pyr: pyruvate, Lac: lactate, Ac: acetate, Prop: propionate, But: butyrate, Met: methanol, Et: ethanol, Glc: glucose

۳-۱ متابولیسم کربن

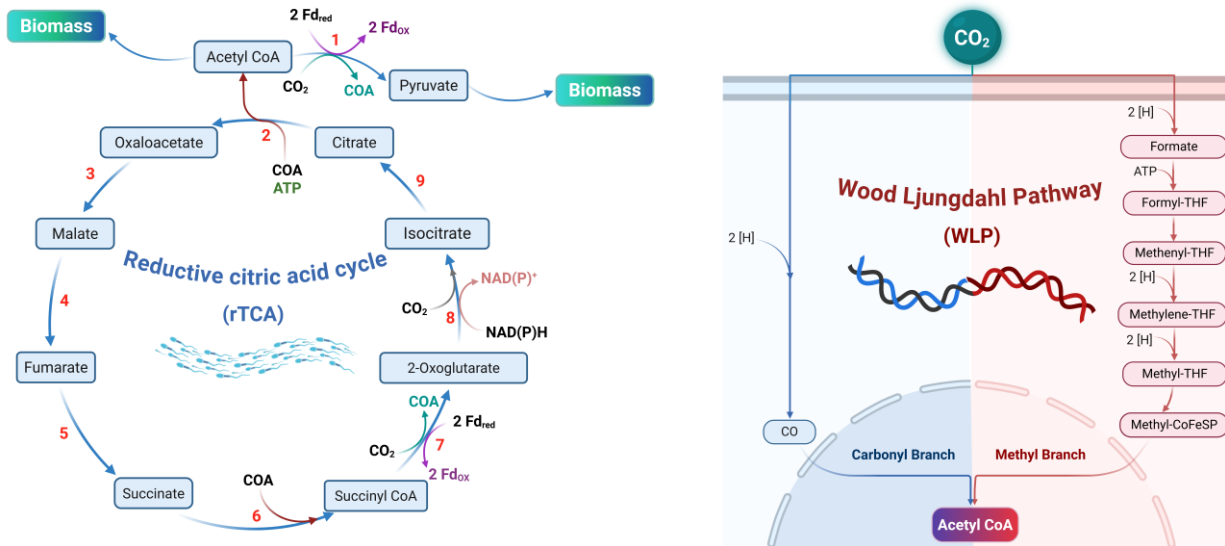
در حالت هتروتروفی، ترکیب آلی نه تنها به عنوان منبع کربنی برای سنتز متابولیت‌های سلولی بکار گرفته می‌شود بلکه اکسیداسیون این منبع، الکترون و انرژی لازم را برای فعالیت سلولی و احیا سولفات تأمین می‌نماید. باید توجه داشت که در این حالت در واقع بخشی از ترکیب آلی برای سنتز مواد و بخش دیگر برای تأمین الکترون و انرژی به کار گرفته می‌شود. ترکیبات آلی در مسیرهای متداول مانند امبدن مایرهف پاراناس^۱ (EMP)، مسیر پنتوز فسفات^۲ (PPP) و تری کربوکسیلیک اسید^۳ (TCA) برای تولید پیش سازهای لازم برای سنتز اجزا ساختمانی سلول‌ها بکار گرفته می‌شوند. اکسیداسیون ترکیبات آلی، الکترون و انرژی لازم برای فعالیت سلولی را فراهم می‌نماید. همان‌طور که قبلاً اشاره شد، اکسیداسیون می‌تواند به صورت کامل با تولید CO_2 و یا به صورت ناقص با تولید استات به عنوان محصول نهایی انجام شود.

¹ Embden Meyerhof Parnas pathway

² Pentose Phosphate Pathway

³ Three Carboxyl acid cycle

در حالت اتوتروفی، تثبیت CO_2 در آرکی‌ها از طریق مسیر وود لیوندال^۱ (WLP) و در باکتری‌ها از طریق چرخه سیتریک اسید احیا شونده (rTCA)^۲ انجام می‌شود. با اکسیداسیون H_2 الکترون‌ها به زنجیره انتقال الکترون^۳ (ETC) منتقل و SO_4^{2-} به S^{2-} احیا می‌شود [۱۸]. دو مسیر متداول تثبیت CO_2 در رشد اتوتروفیک SRB در شکل ۴ نشان داده شده است.



شکل ۴. دو مسیر متداول تثبیت CO_2 در رشد اتوتروفیک SRB.

Figure 4. Two common CO_2 fixation pathways in autotrophic growth of SRB.

تنوع متابولیکی و مسیرهای اکسیداسیون در SRB ها نه تنها بازتابی از توان سازگاری چشمگیر آن‌ها با طیف گسترده‌ای از شرایط محیطی و اکولوژیکی است، بلکه زمینه‌ساز شکل‌گیری سامانه‌های پیچیده‌ای به‌عنوان راهبردهای سلولی در تولید و حفظ انرژی نیز محسوب می‌شود. بر این اساس، در ادامه به بررسی مکانیسم‌های تولید آدنوزین تری فسفات^۴ (ATP) و سازوکارهای حفظ انرژی^۵ در این میکروارگانیسم‌ها پرداخته خواهد شد.

۲-۳ متابولیسم انرژی

ATP به‌عنوان مولکول کلیدی ذخیره و انتقال انرژی، از دو مسیر اصلی فسفریلاسیون در سطح سوبسترا^۱ (SLP) و فسفریلاسیون انتقال الکترون^۷ (ETP) در SRB تولید می‌شود. برای مدت‌ها تصور می‌شد که SRB تنها از طریق اکسیداسیون ترکیبات آلی

1 Wood Ljungdahl pathway
 2 Reductive citric acid cycle
 3 Electron transport chain
 4 Adenosine triphosphate
 5 Energy conservation mechanisms
 6 Substrate level phosphorylation
 7 Electron transport phosphorylation

مانند لاکتات، پیرووات انرژی به دست می‌آورند؛ اما کشف توانایی گونه‌های مانند *دسولفوویبریو ولگاریس*^۱ در استفاده از H₂ به‌عنوان دهنده الکترون و SO₄²⁻ به‌عنوان گیرنده، نقطه عطفی در شناسایی جامع‌تر متابولیسم انرژی آن‌ها بود. مسیرهای فعال در اکسیداسیون منابع مختلف الکترون دهنده هنگام رشد SRB در شکل ۵ نشان داده شده است. اکسیداسیون هیدروژن و فرمات در شکل ۵- (A) با استفاده از مسیر ETP منجر به تولید الکترون و پروتون می‌شود. پروتون در ادامه با استفاده از پمپ پروتونی^۲ (PMP) تولید انرژی (ATP) می‌نماید و الکترون برای استفاده در مسیر احیای سولفات^۳ (DSR) بکار گرفته می‌شود. اکسیداسیون کامل استات می‌تواند بروش SLP از مسیر TCA یا مسیر اکسیداتیو کربن مونوکسید دهیدروژناز^۴ (CODH) مطابق با شکل ۵- (B) انجام شود. مسیر CODH از نظر ترمودینامیکی مزیت دارد زیرا در پتانسیل‌های اکسیداسیون و احیا^۵ (ORP) پایین‌تر عمل می‌کند و اکسیداسیون مؤثرتری نسبت به مسیر TCA فراهم می‌سازد [۴، ۱۷، ۱۸]. شکل ۵- (C) اکسیداسیون ناقص پیرووات و لاکتات با روش SLP را نشان می‌دهد که در آن استات (به‌عنوان محصول) و الکترون تولید می‌شود و الکترون‌ها در سیستم DSR مصرف می‌شوند. مسیر متابولیکی اکسیداسیون ناقص پروپیونات به استات از طریق SLP و متابولیت‌های میانی آن در شکل ۵- (D) آورده شده است.

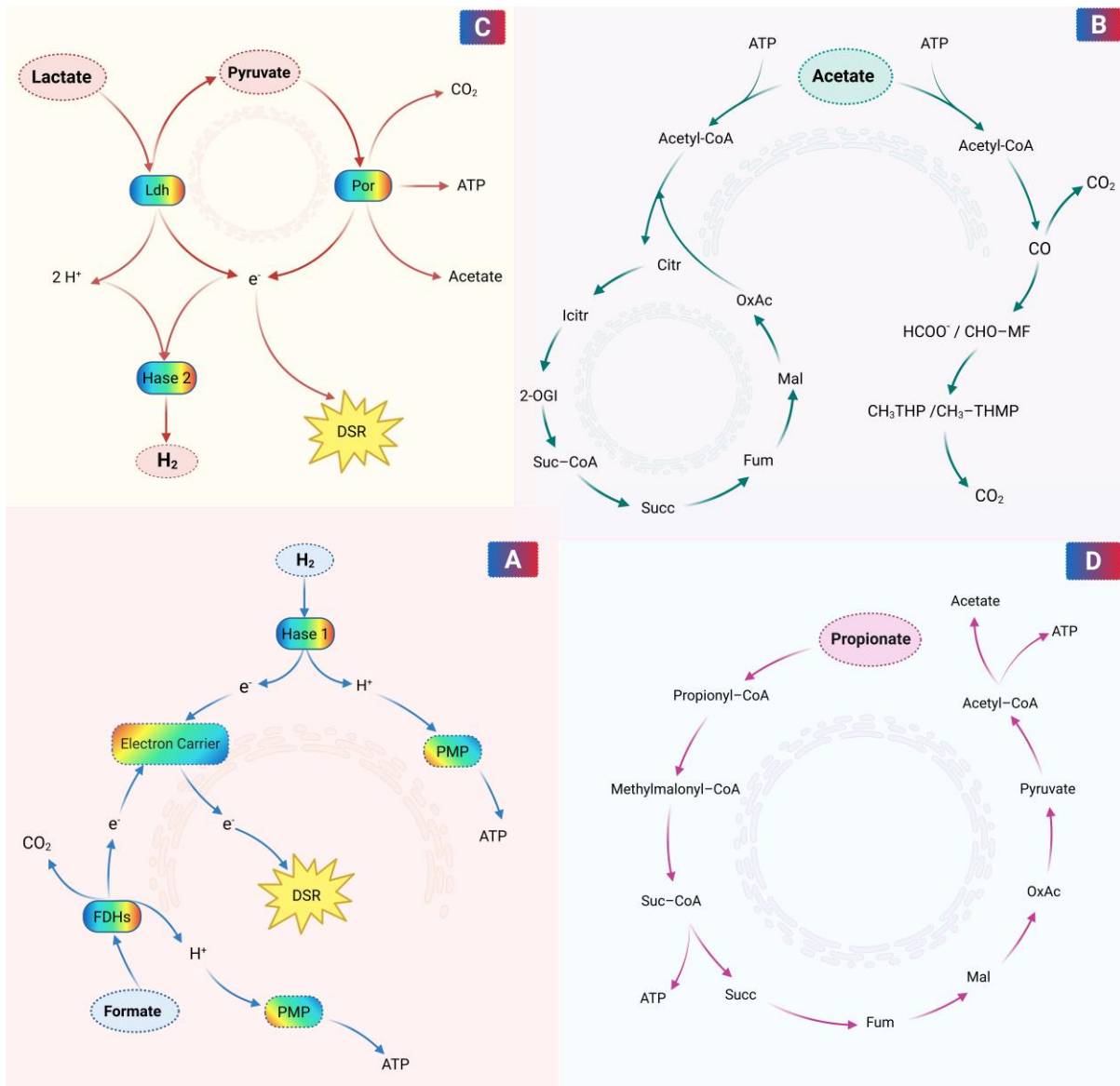
¹ *Desulfovibrio vulgaris*

² Proton motive pump

³ Dissimilatory sulfate reduction

⁴ Oxidative carbon monoxide dehydrogenase

⁵ Oxidation reduction potential



شکل ۵. مسیرهای اکسیداسیون منابع مختلف الکترون دهنده در SRB، (A) اکسیداسیون H_2 و فرمات؛ (B) اکسیداسیون کامل استات؛ (C) اکسیداسیون ناقص پیرووات و لاکتات؛ (D) اکسیداسیون ناقص پروپیونات.

Figure 5. Oxidation pathways of various electron donors in SRBs: (A) oxidation of H_2 and formate; (B) complete oxidation of acetate; (C) incomplete oxidation of pyruvate and lactate; (D) incomplete oxidation of propionate.

در شرایطی که الکترون دهنده H_2 یا فرمات باشد، فسفریلاسیون انتقال الکترون از طریق زنجیره‌های انتقال الکترون غشایی غالب می‌شود. الکترون‌ها توسط هیدروژنازهای پری‌پلاسمی^۱ (Hase_p) یا فرمات دهیدروژنازها^۲ (Fdh) طی اکسیداسیون هیدروژن تولید و از طریق سیتوکروم‌های C_3 به زنجیره انتقال الکترون در غشای سیتوپلاسمی منتقل می‌شوند. انتقال الکترون‌ها

¹ Periplasmic hydrogenases

² Formate dehydrogenase

باعث شکل‌گیری نیروی محرکه پروتونی^۱ (Pmf) می‌شود که منجر به تولید ATP توسط آنزیم (ATPase)^۲ متصل به غشاء می‌شود. مطالعات اخیر پیشنهاد کرده‌اند حتی در مواردی که فسفریلاسیون در سطح سوبسترا همچنان فعال باشد، تشکیل H₂ در مسیرهای داخلی مانند چرخه هیدروژن^۳ می‌تواند نقش مکمل در تأمین انرژی و تولید ATP از طریق فسفریلاسیون انتقال الکترون ایفا کند [۱۷، ۲۵]. در ادامه به مکانیسم‌های مختلف انتقال الکترون در SRB پرداخته می‌شود.

۳-۳ مکانیسم‌های مختلف انتقال الکترون در SRB

حفظ انرژی در SRB به معنای بهره‌برداری مؤثر از واکنش‌های اکسیداسیون و احیا برای ایجاد نیروی محرکه بهره‌برداری از آن در سنتز ATP است. تاکنون چهار مکانیسم عمده از جمله چرخه اکسیداسیون و احیا مبتنی بر مناکینون^۴، پمپ نیروی محرکه پروتونی (PMP)، چرخه هیدروژن و انشعاب الکترونی مبتنی بر فلاوین^۵ (FBEB) برای حفظ انرژی در طی تنفس سولفات شناسایی شده‌اند که در ادامه به آن‌ها می‌پردازیم.

۳-۳-۱ چرخه اکسیداسیون و احیا مبتنی بر مناکینون

این مکانیسم رایج‌ترین مسیر انتقال الکترون در SRB است. همان‌طور که در شکل ۶ مشاهده می‌کنید، در این چرخه انتقال الکترون‌ها از الکترون دهنده‌هایی مانند لاکتات ابتدا به مناکینون^۶ (MQ) آن را به مناکینول^۷ (MQH₂) احیا نموده و الکترون‌ها طی زنجیره انتقال الکترون به کمپلکس‌های Qmo، Coo و DsrMK انتقال می‌یابد. این مسیر با انتقال پروتون از طریق جداسازی بار الکترونی و پروتونی در غشاء همراه است که منجر به ایجاد نیروی محرکه پروتونی شده که تولید ATP را تحریک می‌کند [۱۸، ۲۶].

¹ Proton motive force

² ATP synthesis

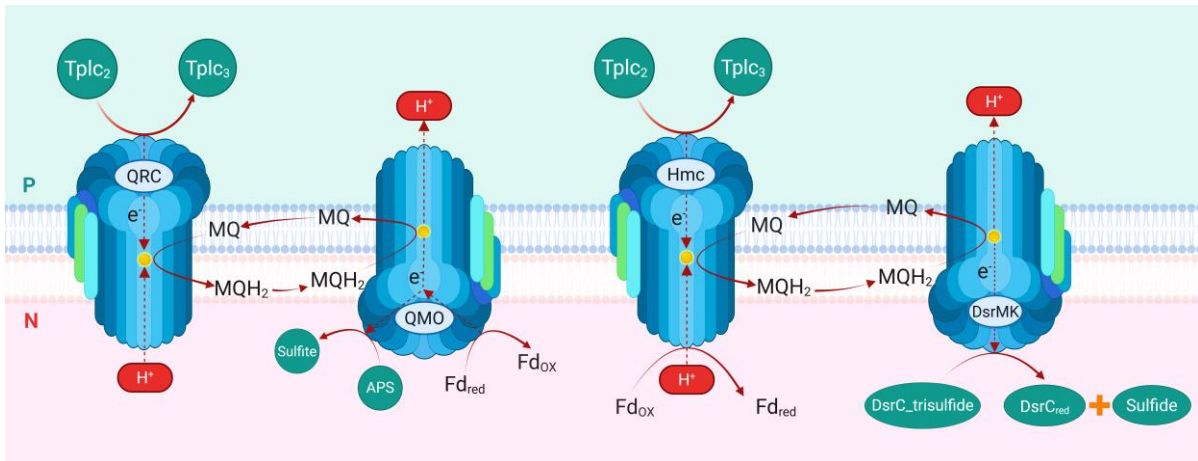
³ Hydrogen cycle

⁴ Menaquinone based redox loop

⁵ Flavin- based electron bifurcation

⁶ Menaquinone

⁷ Menaquinol

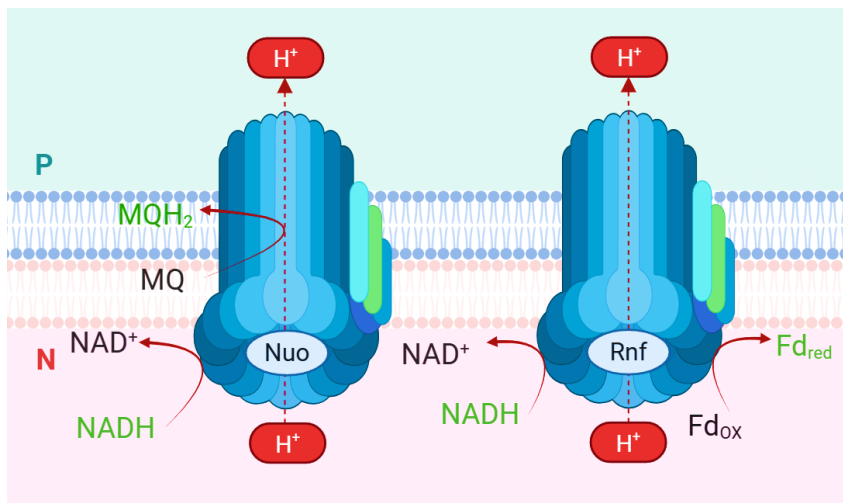


شکل ۶. مکانیسم حفظ انرژی در SRB با چرخه اکسیداسیون و احیا مبتنی بر مناکینون.

Figure 6. Energy conservation mechanism in SRB involving a menaquinone based redox cycle.

۲-۳-۳ نیروی محرکه پروتونی

در این حالت، آنزیم‌هایی مانند Nuo، Rnf، Fqo، Ech و Coo می‌توانند مستقیماً پروتون‌ها را از سیتوپلاسم به فضای پری پلاسمی پمپاژ کرده و نیروی محرکه پروتونی برای تولید ATP ایجاد کنند. این مکانیسم در شکل ۷ مشاهده می‌شود.



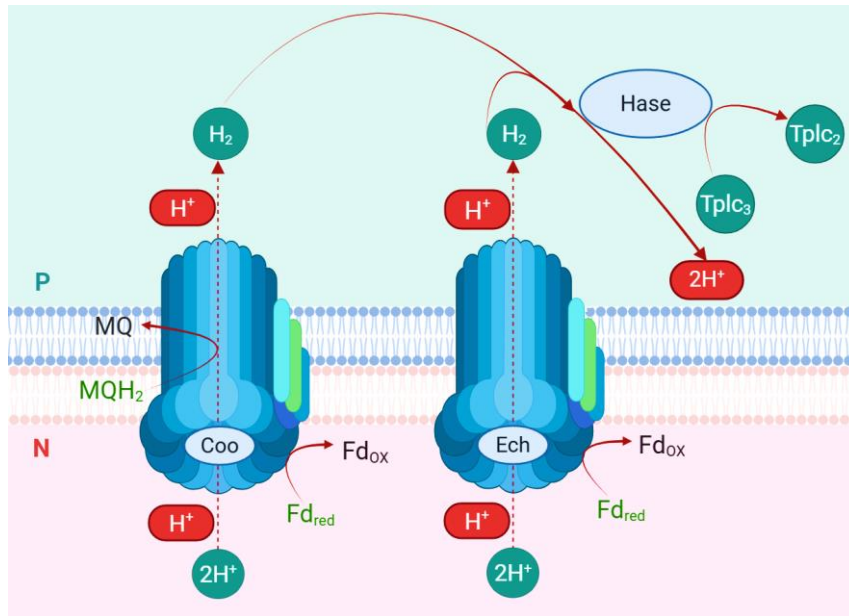
شکل ۷. مکانیسم حفظ انرژی در SRB بر مبنای نیروی محرکه پروتونی.

Figure 7. Energy conservation mechanism in SRB based on proton motive force.

۳-۳-۳ چرخه هیدروژن

در چرخه هیدروژن، شکل ۸، الکترون‌ها ابتدا برای تولید H_2 مصرف می‌شوند و سپس H_2 در فضای پری پلاسمی توسط هیدروژنازاها اکسید شده و الکترون‌ها از طریق سیتوکروم C_3 به زنجیره‌های انتقال الکترون بازمی‌گردند. نتایج حاکی از آن است

که در گونه‌هایی مانند *دسولفوویبریو* که دارای هیدروژنازهای پری پلاسمی و کمپلکس‌های غشایی مانند Hmc و Qrc هستند، ترکیب این چرخه با پمپاژ پروتون توسط آنزیم‌های Ech و Coo منجر به تقویت نیروی محرکه پروتونی و تولید ATP می‌شود [۲۶، ۱۸].

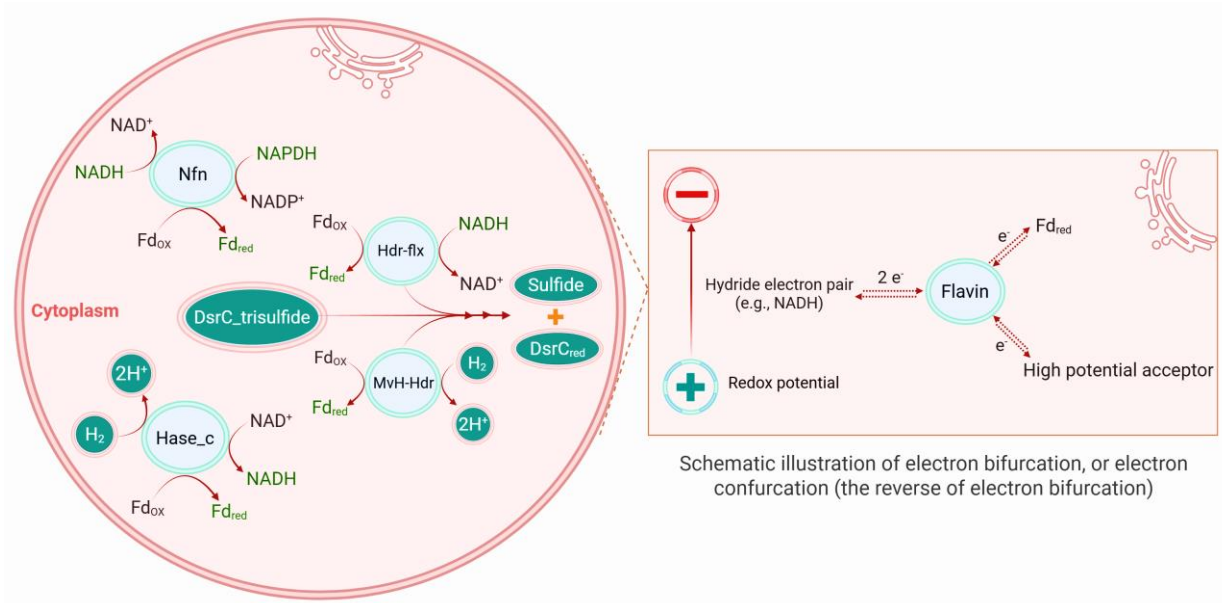


شکل ۸. مکانیسم حفظ انرژی بر مبنای چرخه‌ی هیدروژن.

Figure 8. Energy conservation mechanism based on the hydrogen cycle.

۳-۳-۴ انشعاب الکترونی مبتنی بر فلاوین

همان‌طور که در شکل ۹ مشاهده می‌کنید، این مکانیسم به تقسیم یک جفت الکترون از مولکول‌هایی با پتانسیل اکسیداسیون و احیای بالاتر مانند NADH به دو مسیر با پتانسیل اکسیداسیون و احیا متفاوت می‌پردازد. اگرچه این مسیر مستقیماً تولید ATP نمی‌کند، اما از طریق این تقسیم انرژی به سلول منجر به تولید حامل‌های الکترونی قوی‌تر مانند Fd_{red} از مولکول‌هایی با پتانسیل اکسیداسیون و احیای بالاتر مانند NADH می‌شود که این عمل به حفظ انرژی توسط Qmo، Rnf و Coo کمک می‌کند [۲۶، ۱۸].



شکل ۹. شماتیکی از حفظ انرژی در SRB از طریق انشعاب الکترونی مبتنی بر فلاوین.

Figure 9. Schematic of energy conservation in SRB via Flavin based electron bifurcation.

درک سازوکارهای تولید حفظ انرژی در SRB تنها زمانی کامل می‌شود که با فرآیندهای بنیادی احیای سولفات به‌عنوان مسیر اصلی مصرف الکترون در این میکروارگانیسم‌ها تلفیق گردد. درواقع، کارایی ATP و نیروی محرکه پروتونی حاصل از زنجیره‌های انتقال الکترون، به‌شدت وابسته به واکنش‌های احیای سولفات است که نه‌تنها بقای سلول را تضمین می‌کند، بلکه نقشی تعیین‌کننده در چرخه زیست ژئوشیمیایی گوگرد ایفا دارد. ازاین‌رو، در ادامه به بررسی دقیق مکانیسم‌های مختلف احیای سولفات پرداخته می‌شود.

۴. بررسی مکانیسم‌های مختلف در احیا سولفات

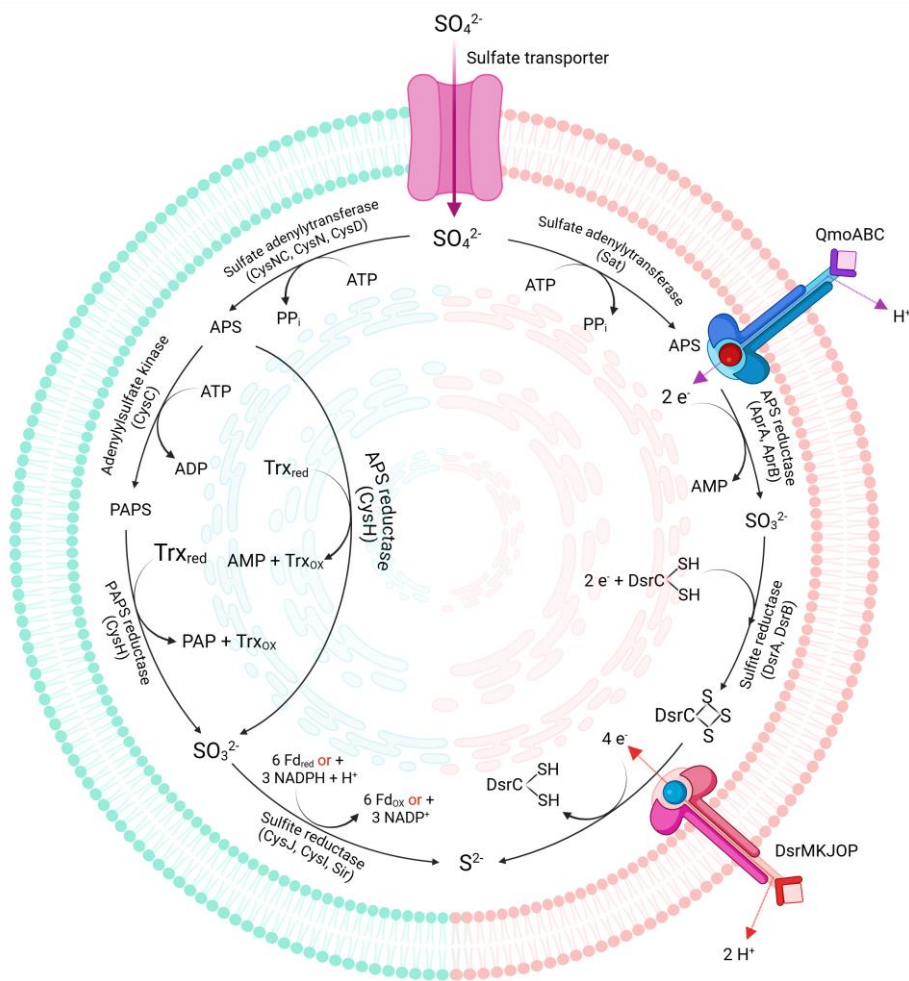
احیای سولفات به سولفید به‌منظور سنتز اجزا سلولی^۱ (ASR) مسیر متابولیکی شناخته‌شده‌ای است که در بسیاری از میکروارگانیسم‌ها انجام می‌شود. در این مسیر پس از فعال‌سازی سولفات توسط یک مول ATP و تولید آدنوزین ۵-فسفوسولفات^۲ (APS)، کوفاکتورهای احیاشده سولفات فعال شده را ابتدا به سولفیت و درنهایت به سولفید احیا نموده و خود به حالت اکسید شده تبدیل می‌شوند. قسمت سمت چپ شکل ۱۰ جزئیات این مسیر را نشان می‌دهد. سولفید تولید شده در این مسیر صرف سنتز اسیدهای آمینه حاوی گوگرد می‌شود که در تولید پروتئین در سلول‌ها لازم می‌باشند.

مسیر DSR مسیر دیگر احیای سولفات به سولفید است که در شرایط بی‌هوازی به‌صورت اختصاصی در میکروارگانیسم‌های

¹ Assimilatory sulfate reduction

² Adenosine 5'-phosphosulfate

احیاکننده سولفات بکار گرفته می‌شود. این مسیر که در قسمت سمت راست شکل ۱۰ مشاهده می‌شود در واقع نوعی تنفس بی‌هوازی است که در آن سولفات الکترون گیرنده نهایی بوده و به ازای هر مول سولفات، ۸ مول الکترون تبادل می‌شود. در این مسیر الکترون آزاد شده از اکسیداسیون ترکیبات آلی (لاکتات، پیروات، استات) یا غیر آلی مانند H_2 ، در شرایط بی‌هوازی به سولفات به‌عنوان گیرنده نهایی الکترون منتقل شده و باعث احیای آن به سولفید می‌شود [۲، ۲۷، ۲۸]. نکته قابل توجه در این مسیر این است که سولفید تولید شده به‌عنوان محصول نهایی از سلول خارج می‌شود و صرف تولید مواد درون‌سلولی نمی‌شود. گزارش شده است که تقریباً ۹۷٪ از سولفید موجود در محیط‌های طبیعی از طریق DSR تولید می‌شود [۱۲، ۲۹]. با توجه به اهمیت مسیر DSR در ادامه به شرح سه مرحله اصلی این مکانیسم پرداخته می‌شود.



شکل ۱۰. مسیرهای مختلف احیای سولفات به سولفید: ASR (خطوط سبز، سمت چپ) و DSR (خطوط قرمز، سمت راست).

Figure 10. Different pathways of sulfate reduction to sulfide: ASR (green lines, left) and DSR (red lines, right).

۱-۴ مراحل احیا سولفات در مسیر DSR

با توجه به اهمیت مسیر DSR در باکتری‌های احیاکننده سولفات، در این قسمت مراحل مختلف این مسیر مورد بررسی قرار می‌گیرد. در واقع سه مرحله (۱) فعال سازی سولفات، (۲) احیای سولفات فعال شده به سولفیت و (۳) احیای سولفیت به سولفید در این مسیر وجود دارد که در ادامه به توضیح هر یک از این مراحل به صورت جداگانه پرداخته می‌شود.

۴-۱-۱ مرحله فعال سازی سولفات

در این مرحله فعال سازی سولفات با اتصال گروه آدنیل از یک مول ATP به سولفات و تشکیل APS از طریق آنزیم سولفات آدنیل ترانسفراز^۱ (Sat) مطابق واکنش (۱) انجام می‌شود. تشکیل پیروفسفات^۲ (PPi) در واکنش (۱) از نظر ترمودینامیکی نامطلوب است و توسط آنزیم پیروفسفاتاز معدنی^۳ (PPase)، به دو مول ارتوفسفات^۴ (Pi) در واکنش (۲) هیدرولیز می‌شود [۳۰، ۴، ۱۰، ۱۷، ۳۰].



۴-۱-۲ احیای APS به سولفیت در سیتوپلاسم

در مرحله بعدی APS با مصرف ۲ مول الکترون و آزادسازی آدنوزین مونوفسفات^۵ (AMP) به عنوان محصول جانبی، طبق واکنش (۳)، مستقیماً توسط آنزیم APS ردوکتاز^۶ (AprA/AprB) به SO_3^{2-} احیا می‌شود. پتانسیل اکسیداسیون و احیا جفت (۳) $(\text{APS}/\text{AMP} + \text{HSO}_3^-)$ به -60 mV تغییر می‌یابد که امکان احیای APS با فردوکسین احیاشده^۷ (Fd_{red}) یا نیکوتین آمید آدنین دی نوکلئوتید^۸ (NADH) را فراهم می‌کند [۳۰، ۴، ۱۷، ۳۰].



۴-۱-۳ احیای سولفیت در سیتوپلاسم

آخرین مرحله مکانیسم DSR، احیای SO_3^{2-} به سولفید است که از سلول باکتری به عنوان محصول آزاد می‌شود. این واکنش

¹ Sulfate adenylyltransferase

² Pyrophosphate

³ Inorganic pyrophosphatase

⁴ Orthophosphate

⁵ Adenosine monophosphate

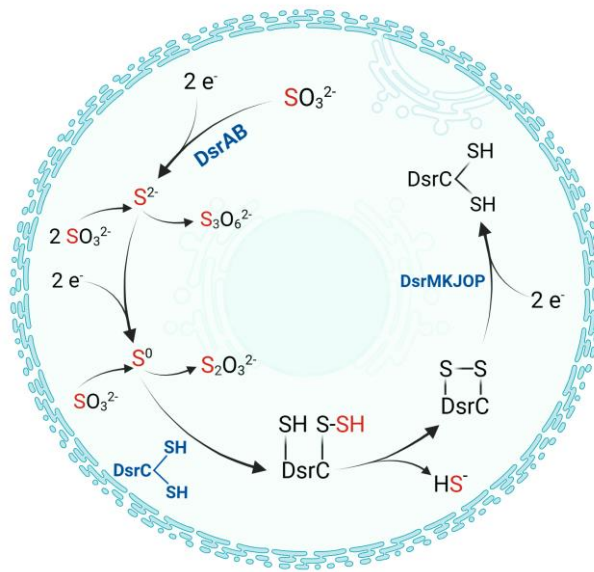
⁶ APS reductase

⁷ Reduced ferredoxin

⁸ Nicotinamide adenine dinucleotide

توسط آنزیم سولفیت ردوکتاز^۱ (DsrAB) کاتالیز می‌شود. مسیر احیا SO_3^{2-} به S^{2-} در حال حاضر به‌عنوان یک جعبه سیاه در نظر گرفته می‌شود و چند مکانیسم برای آن پیشنهاد شده است. مکانیسم اول مسیر احیای مستقیم شش الکترونی است که طبق این فرضیه SO_3^{2-} توسط DsrAB با ۶ مول الکترون به S^{2-} احیا می‌شود [۳، ۱۷].

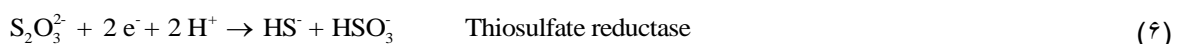
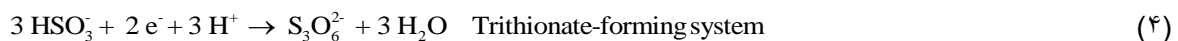
مکانیسم دوم مسیر غیرمستقیم تری‌تیونات^۲ ($S_3O_6^{2-}$) است که در بعضی گونه‌ها در صورتی که فرمات یا H_2 به‌عنوان دهنده الکترون استفاده شود در شرایط خاص (غلظت‌های بسیار بالای SO_3^{2-} و عدم حضور DsrC) تولید $S_3O_6^{2-}$ و $S_2O_3^{2-}$ نموده که با SO_3^{2-} اضافی، با حد واسط‌های S^0 و S^{II} تشکیل می‌شوند. این مسیر شکل ۱۱ نشان داده شده است.



شکل ۱۱. شماتیکی از مکانیسم‌های احیای سولفیت از مسیر تری‌تیونات در SRB.

Figure 11. Schematic representation of sulfite reduction mechanisms via the trithionate pathway in SRB.

در این حالت احیای SO_3^{2-} طبق واکنش‌های (۴)، (۵) و (۶) از طریق سه واکنش متوالی که در مجموع به ۶ مول الکترون نیاز دارد انجام می‌شود. اولین ترکیبی که از احیا SO_3^{2-} تشکیل می‌شود $S_3O_6^{2-}$ است؛ این ترکیب تا زمانی که SO_3^{2-} مصرف نشود، تجمع می‌یابد و در غیاب SO_3^{2-} ، با تولید $S_2O_3^{2-}$ و HS^- احیا می‌شود [۱۸، ۳۱].



¹ Sulfite reductases

² Trithionate

علاوه بر این، بررسی ساختار کریستالی DsrAB نشان می‌دهد که بازوی DsrC درون کمپلکس DsrAB قرار دارد؛ مشاهده‌ای که منجر به ارائه ۲ مکانیسم متمایز شده است. این مکانیسم‌ها، صرف‌نظر از نوع دهنده الکترون می‌توانند به‌طور موازی با مکانیسم بالا عمل کنند که در ادامه، به تشریح جزئیات این دو مکانیسم پرداخته خواهد شد.

در مکانیسم نخست همان‌طور که در شکل ۱۱ نشان داده شده است، در گام اولیه مصرف ۲ مول الکترون همراه با حذف آب از SO_3^{2-} توسط DsrAB، منجر به تشکیل حد واسط S^{II} می‌شود. در مرحله بعد با مصرف ۲ مول الکترون دیگر، این ترکیب به حالت صفر ظرفیتی گوگرد S^0 تبدیل می‌گردد. سپس S^0 به یکی از تیول‌ها $(-SH)$ در DsrC متصل شده و DsrC-persulfide (یک پیوند DsrC-S-SH) را ایجاد می‌کند. سپس در اثر واکنش داخلی DsrC-persulfide با CysB (واکنش درونی بین دو تیول DsrC-disulfide + DsrC-S-SH)) منجر به آزاد شدن S^{2-} و تشکیل یک پیوند DsrC-disulfide می‌شود. در نهایت DsrC-disulfide با دریافت ۲ مول الکترون دیگر توسط کمپلکس DsrMJKOP، به $DsrC_{red}$ احیا شده و به این ترتیب فرآیند احیای SO_3^{2-} به زنجیره انتقال الکترون متصل می‌گردد. از طرفی دیگر در مکانیسم دوم، همان‌گونه که در شکل ۱۰ نشان داده شده است در گام نخست مصرف ۲ مول الکترون همراه با حذف آب از SO_3^{2-} توسط DsrAB منجر به تشکیل DsrC-trisulfid مبتنی بر S^0 می‌شود. در ادامه با مصرف ۴ مول الکترون دیگر توسط کمپلکس DsrMJKOP، S^{2-} را آزاد و هم‌زمان DsrC را احیا می‌کند. به این ترتیب فرآیند احیای SO_3^{2-} به زنجیره انتقال الکترون متصل می‌گردد [۳۲، ۳۳].

بررسی مسیرهای احیای سولفات نشان می‌دهد که این فرآیند نه تنها اساس متابولیسم انرژی در SRB را تشکیل می‌دهد، بلکه بستر تعاملات آن‌ها با سایر جوامع میکروبی را نیز فراهم می‌سازد. در واقع، کارایی این مکانیسم‌ها در شرایط طبیعی، به شدت تحت تأثیر شبکه‌های پیچیده سینتروفی^۱ و رقابتی^۲ با دیگر میکروارگانیسم‌ها قرار دارد. از این رو، در ادامه به نقش SRB ها در تعاملات بیوشیمیایی با گونه‌های مختلف میکروبی می‌پردازیم.

۵. تعاملات بیوشیمیایی SRB با دیگر گونه‌های میکروبی

SRB در محیط‌های بی‌هوازی، تعاملات متابولیکی پیچیده‌ای از جمله تعاملات سینتروفی و رقابتی با میکروارگانیسم‌هایی مانند هیدرولیتیک‌ها^۳ (HD)، تخمیری‌ها^۴ (FM)، استوژنیک‌ها^۵ (AG) و متانوژن‌ها^۶ (MA) دارند. این انعطاف متابولیکی در تعامل با دیگر گونه‌ها، SRB را به عنصر کلیدی در شبکه‌های بیوشیمیایی میکروبی در محیط‌های بی‌هوازی می‌نماید. شکل ۱۲

¹ Thiol

² Syntrophy

³ Competitive

⁴ Hydrolytic bacteria

⁵ Fermentative bacteria

⁶ Acetogenic bacteria

⁷ Methanogenic archaea

موادی مانند H_2 ، استات و لاکتات وابسته هستند.

۲-۵ باکتری‌های استوژنیک (AG) و SRB

در محیط‌هایی با منابع اولیه کربن محدود، SRB وابسته به باکتری‌های استوژنیک هستند. استوژنیک‌ها با احیای CO_2 ، کربن را از طریق مسیر WLP به سیتوپلاسم جذب و استات تولید می‌کنند. استات توسط SRB ها به‌عنوان الکترون دهنده استفاده می‌شود [۴].

۵-۳ باکتری‌های متانوژن (MA) و SRB

از دیدگاه رقابتی در محیط‌های بی‌هوازی حاوی SO_4^{2-} ، SRB با MA برای منابع مشترک مانند H_2 و استات رقابت می‌کنند که نباید آن‌ها را نادیده گرفت [۳۴]. SRB از لحاظ ترمودینامیکی و میل ترکیبی بالاتر نسبت به H_2 ، در رقابت با MA غالب می‌شود و مسیر تولید S^{2-} بر تولید متان پیشی می‌گیرد. SRB در رقابت با MA در مصرف الکترون دهنده‌گانی مانند H_2 ، فرمات، استات و نسبت به پروپیونات و بوتیرات برتری دارند. همان‌طور که در جدول ۴ مشاهده می‌کنید قدر مطلق ΔG^0 در فرآیند تشکیل HS^- از استات بسیار بالاتر از قدر مطلق ΔG^0 در فرآیند تشکیل متان از استات است، همچنین شرایط گفته‌شده در فرآیند تشکیل HS^- از هیدروژن نسبت به فرآیند تشکیل متان از هیدروژن نیز صدق می‌کند و جفت شدن تبدیل هیدروژن و استات به احیای سولفات نسبت به تولید متان مزیت ترمودینامیکی دارد. علاوه بر شرایط ترمودینامیکی برتر، SRB نسبت به MA میل ترکیبی بالاتری برای هیدروژن دارد که آن‌ها را در حضور سولفات اضافی، رقابتی‌تر می‌کند؛ بنابراین، در سیستم بی‌هوازی، منبع کربن آلی، بیشتر توسط SRB مورد استفاده قرار خواهد گرفت [۴، ۱۷، ۱۸، ۳۵].

جدول ۴. مقایسه ΔG^0 فرآیندهای تشکیل سولفید و متان با منبع الکترون یکسان.

Table 4. Comparison of ΔG^0 for sulfide and methane formation processes with the same electron donor.

Product	Electron Donor	Reaction	ΔG^0 (kJ/mol)	Ref.
Sulfide	Acetate	$SO_4^{2-} + CH_3COO^- \rightarrow HS^- + 2 HCO_3^-$	-47.6	[18]
	Hydrogen	$SO_4^{2-} + 4 H_2 + H^+ \rightarrow HS^- + 4 H_2O$	-151.9	[18, 20, 34]
Methane	Acetate	$CH_3COO^- + H_2O \rightarrow CH_4 + HCO_3^-$	-31	[10, 34]
	Hydrogen	$HCO_3^- + 4 H_2 + H^+ \rightarrow CH_4 + 3 H_2O$	-135.6	[34]

۶. کاربردها و پیامدهای SRB در سیستم‌های زیستی و صنعتی

SRB نه تنها در حوزه‌های زیست‌محیطی و صنعتی به‌عنوان ابزارهای کارآمد در تصفیه و بازیافت شناخته می‌شوند، بلکه به دلیل

تأثیرات مخرب در خوردگی زیستی، نقش در تولید انرژی زیستی و همچنین حضورشان در میکروبیوم انسانی، مورد توجه تحقیقات قرار گرفته‌اند که در ادامه به آن‌ها می‌پردازیم.

۱-۶ تصفیه زیستی فاضلاب‌های آلوده به فلزات سنگین و SRB

SRB به دلیل توانایی در احیای SO_4^{2-} و تولید S^{2-} اهمیت بالایی در تصفیه فاضلاب‌های حاوی فلزات سنگینی مانند کادمیم^۱ (Cd) و سرب^۲ (Pb) و همچنین زهکشی معدن اسیدی^۳ (AMD) دارند. SRB هم‌زمان با احیای SO_4^{2-} به S^{2-} فلزات سنگین را به سولفیدهای فلزی نامحلول تبدیل کرده و از حرکت آن‌ها در محیط جلوگیری می‌کنند، این امر موجب احیای آلودگی‌های زیست‌محیطی و پاک‌سازی محیط‌های آلوده می‌شود [۳۶، ۳۷].

۲-۶ تصفیه نوین فاضلاب‌های شور غنی از کربن و نیتروژن و SRB

در شهرهای ساحلی، استفاده از آب دریا در شستشوی توالت‌ها موجب تولید فاضلاب شور با مقادیر بالای گوگرد، نیتروژن و فسفر می‌شود. برای تصفیه مؤثر چنین فاضلابی، با کمک SRB‌ها یک فرایند یکپارچه‌ی نوین شامل احیای سولفات، نیترات‌زدایی اتوتروفیک^۴ و سیستم یکپارچه نیتریفیکاسیون^۵ (SANI®) طراحی شده است که چرخه گوگرد را با مسیرهای حذف کربن و نیتروژن ادغام می‌کند. این فرآیند نسبت به روش‌های متداول، تولید لجن را تا ۹۰٪، مصرف انرژی را تا ۳۵٪ و انتشار گازهای گلخانه‌ای را تا ۳۶٪ کاهش می‌دهد. مکانیسم SANI® شامل سه مرحله اصلی است؛ در مرحله اول در شرایط بی‌هوازی^۶ با اکسیداسیون ترکیبات آلی و احیای SO_4^{2-} توسط SRB‌ها، S^{2-} تولید شده و سپس در مرحله دوم در شرایط بی‌اکسیژنی^۷ S^{2-} توسط SOB به SO_4^{2-} اکسید شده که به‌عنوان دهنده الکترون برای احیای نیترات^۸ (NO_3^{2-}) به N_2 استفاده می‌شود و در مرحله‌ی آخر در شرایط هوازی^۹ یون آمونیوم^{۱۰} (NH_4^+) توسط باکتری‌های نیتریفیکاسیون اتوتروف^{۱۱} به NO_3^{2-} اکسید می‌شود که در مرحله دوم استفاده می‌شود و به این ترتیب فاضلاب شور به روشی نوین با کمک SRB‌ها تصفیه می‌شود [۴، ۱۸، ۳۵، ۴۰-۳۸].

¹ Cadmium

² Lead

³ Acid mine drainage

⁴ Autotrophic denitrification

⁵ Nitrification Integrated

⁶ Anaerobic conditions

⁷ Anoxic conditions

⁸ Nitrate

⁹ Aerobic conditions

¹⁰ Ammonium ion

¹¹ Autotrophic nitrifying bacteria

۳-۶ تصفیه زیستی فاضلاب‌های غنی از فسفر و SRB

علاوه بر نقش SRB در فرایند SANI® برای حذف هم‌زمان کربن آلی و نیتروژن، این باکتری‌ها در توسعه یک فناوری نوین دیگر برای حذف زیستی فسفر نیز اهمیت ویژه‌ای یافته‌اند. در این سیستم که با عنوان حذف زیستی تقویت‌شده فسفر همراه چرخه گوگرد^۱ (DS-EBPR) شناخته می‌شود، در مرحله اول که رها سازی فسفر^۲ در شرایط بی‌هوازی انجام می‌شود، SRB از منابع کربن آلی برای احیای ترکیبات اکسیدشده گوگرد به پلی سولفید^۳ / گوگرد عنصری (Poly-S²/S⁰) استفاده می‌کنند و هم‌زمان با آن هیدرولیز گلیکوژن^۴ و تشکیل پلی بتا هیدروکسی آلکانوات^۵ (PHA) رخ می‌دهد. سپس در مرحله آخر که جذب فسفر^۶ در شرایط کم اکسیژن^۷ رخ می‌دهد؛ این ترکیبات برای تولید انرژی مورد استفاده قرار گیرند تا جذب زیستی فسفر^۸ و تشکیل گلیکوژن صورت گیرد در این مرحله SOB از NO₃⁻ برای اکسیداسیون Poly-S²/S⁰ به SO₄²⁻ استفاده می‌کند [۳۵، ۳۸، ۳۹، ۴۱، ۴۲].

در نهایت می‌توان گفت که تعامل SRB و SOB در سیستم DS-EBPR نه تنها شرایط مناسب برای جذب پایدار فسفر را فراهم می‌کند بلکه با پیوند دادن چرخه‌های کربن، نیتروژن، فسفر و گوگرد، امکان دستیابی به کارایی بالاتر و پایداری بیشتر را فراهم می‌کند که منجر به کشف مسیرهای جدید در متابولیسم SRB، از جمله توانایی کاهش مستقیم سولفات به گوگرد عنصری در شرایط بی‌هوازی می‌شود که افق‌های تازه‌ای را برای بهینه‌سازی این فناوری گشوده است.

۴-۶ بوی نامطبوع، سیاه شدن آب رودخانه‌های شهری و SRB

پدیده سیاه و بدبو شدن آب‌های رودخانه‌های شهری عمدتاً ناشی از تجمع مواد آلی فاضلاب و رشد بیش‌ازحد میکروارگانیسم‌هاست که منجر به تولید H₂S توسط SRB ها می‌شود. این گاز با بوی تخم‌مرغ گندیده شاخص‌ترین ترکیب بدبو است و در غلظت ۱۰-۳۰۰ ppm اثرات فیزیولوژیکی نامطلوب بر انسان داشته و بالاتر از ۳۰۰ ppm تهدیدکننده‌ی حیات است. از طرفی دیگر شرایطی که منجر به تشکیل H₂S می‌شود، عموماً به تولید سایر ترکیبات آلی بدبو کمک می‌کند؛ بنابراین کنترل تولید H₂S می‌تواند کل مشکل بو را تا حد زیادی برطرف کند [۵، ۱۴، ۱۸، ۲۴، ۴۳-۴۶].

¹ Denitrifying Sulfur cycle-associated Enhanced Biological Phosphorus Removal

² Phosphorus release stage

³ Polysulfides

⁴ Glycogen

⁵ Poly-β-hydroxyalkanoates

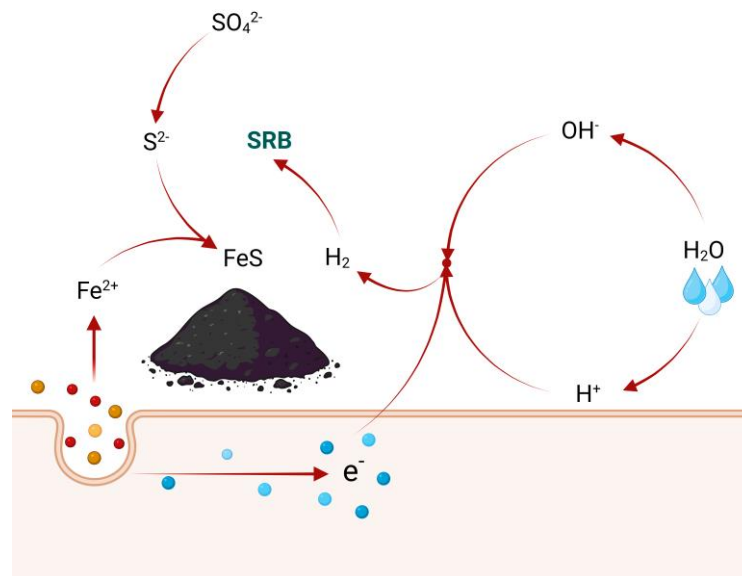
⁶ Phosphorus uptake phase

⁷ Hypoxic conditions

⁸ Biological uptake of phosphorus

۵-۶ خوردگی زیستی و SRB

با اینکه SRB قابلیت بازیابی فلزات از محیط‌های آبی و تصفیه فاضلاب‌های حاوی فلزات سنگین را دارند اما همان‌طور که در شکل ۱۳ مشاهده می‌کنید، SRB از عوامل اصلی خوردگی میکروبی^۱ (MIC) سازه‌های فلزی آهنی و فولادی در محیط‌های صنعتی نیز بشمار می‌آیند. فعالیت این باکتری‌ها منجر به تولید H_2S در محیط‌های صنعتی می‌شود که با آزادسازی یون‌های فلزی مانند آهن و مس همراه است و منجر به خوردگی و خرابی سازه‌ها می‌شود [۱۸].



شکل ۱۳. شماتیکی از مکانیسم خوردگی زیستی توسط SRB.

Figure 13. Schematic of the biocorrosion mechanism by SRB.

۶-۶ پیل‌های سوختی میکروبی (MFC) و SRB

MFC یکی از کاربردهای نوآورانه SRB در تولید انرژی پایدار هستند. در این سیستم‌ها، SRB از مواد آلی به‌عنوان منبع انرژی استفاده کرده و الکترون‌ها را از طریق فرآیندهای بیولوژیکی به الکتروود منفی منتقل می‌کنند که باعث تولید انرژی الکتریکی می‌شود. این سیستم‌ها هم‌زمان با تولید انرژی، می‌تواند فاضلاب‌های آلوده را تصفیه کنند که یک راه‌حل مؤثر برای کاهش هزینه‌های انرژی در فرآیندهای تصفیه آب است [۱۷، ۱۸].

۷-۶ سلامت انسان و SRB

برخی گونه‌ها مانند *Dosofilum* به‌طور طبیعی در میکروبیوم انسان، به‌ویژه در روده حضور دارند و با فعالیت‌های خود به تعادل

¹ Microbially influenced corrosion

² Microbial Fuel Cells

میکروبیوم کمک می‌کنند. در مواردی این باکتری‌ها از SO_4^{2-} موجود در مواد غذایی استفاده کرده و آن را به S^{2-} تبدیل می‌کنند و منجر به بروز اثرات منفی بر عملکرد دستگاه گوارش مانند التهاب روده می‌شوند [۲، ۱۸].

۷. چالش‌ها و جهت‌گیری‌های آینده

مهندسی متابولیک یکی از حوزه‌های مهم در تحقیقات مربوط به SRB است که بهبود عملکرد و افزایش بازده SRB را برای کاربردهای مختلف امکان‌پذیر می‌سازد. تحقیقات اخیر بر شبیه‌سازی مسیرهای متابولیکی و بهینه‌سازی آن‌ها برای استفاده از منابع انرژی مختلف به‌ویژه در زمینه آلودگی‌های زیست‌محیطی متمرکز شده است. در این راستا، شناسایی و آنزیم‌ها، متابولیسم‌های مختلف و منابع کربنی و الکترون دهنده متفاوت که می‌توانند فرآیندهای احیای SO_4^{2-} را تسریع بخشند می‌تواند به گسترش کاربرد SRB در تصفیه فاضلاب‌های آلوده و دیگر فرآیندهای زیست‌محیطی کمک کند. با این حال، با وجود مزایای متعددی که SRB در فرآیندهای زیست‌محیطی مانند تصفیه فاضلاب و زیست‌پالایی دارد، برخی چالش‌ها و نگرانی‌های زیست‌محیطی نیز مرتبط با آن‌ها وجود دارد. یکی از بزرگ‌ترین نگرانی‌های مرتبط با فعالیت SRB تولید S^{2-} است که می‌تواند به‌عنوان یک آلاینده سمی و عامل بدبو در محیط‌های مختلف عمل کند و به‌طور مستقیم بر سلامت انسان و سایر ارگانیسم‌های زنده تأثیر منفی بگذارد؛ بنابراین، برای استفاده بهینه از SRB در کاربردهای صنعتی و زیست‌محیطی، نیاز به استراتژی‌های دقیق برای کنترل و مدیریت این فرآیندها وجود دارد.

۸. نتیجه‌گیری

SRB با تنوع متابولیکی بالا، نقش محوری در اکوسیستم‌های بی‌هوازی و فرآیندهای زیست‌محیطی ایفا می‌کنند. توانایی آن‌ها در استفاده از طیف گسترده‌ای از ترکیبات آلی و معدنی به‌عنوان منبع انرژی و الکترون دهنده، به‌ویژه در مسیرهای احیای SO_4^{2-} ، SO_3^{2-} و سایر گونه‌های گوگردی، آن‌ها را به یکی از عوامل کلیدی در چرخه زیست ژئوشیمیایی گوگرد تبدیل کرده است. SRB قادرند در شرایط هتروتروفی و اتوتروفی، با استفاده از مکانیسم‌های تولید ATP از طریق فسفریلاسیون سطح سوبسترا و زنجیره انتقال الکترون، بقای خود را در محیط‌های متنوع حفظ کنند. از این توان متابولیکی می‌توان در تصفیه فاضلاب‌های حاوی SO_4^{2-} ، زیست‌پالایی فلزات سنگین و آلاینده‌های آلی، حذف SO_4^{2-} از AMD و بازیابی انرژی استفاده کرد. با این حال، SRB همچنان به‌عنوان یک شمشیر دو لبه مطرح هستند؛ زیرا تولید S^{2-} می‌تواند منجر به خوردگی زیستی، بوی نامطبوع و مشکلات بهداشتی گردد. از این‌رو درک عمیق‌تر متابولیسم‌های متفاوت، شناسایی ژن‌ها و آنزیم‌های کلیدی، بهینه‌سازی شرایط محیطی و تحلیل روابط سینتروفی و رقابتی SRB با سایر میکروارگانیسم‌ها، راه را برای توسعه سیستم‌های تصفیه نوین، اقتصادی‌تر و با بهره‌وری بالاتر هموار می‌کند.

- [1] Nhut, H. H., & Le, L. T. (2020). Removal of H₂S in biogas using biotrickling filter: Recent development. *Process Safety and Environmental Protection*, 144, 297-309. <https://doi.org/10.1016/j.psep.2020.07.011>.
- [2] Kushkevych, I. (2020). Isolation and Purification of Sulfate-Reducing Bacteria. IntechOpen. doi: 10.5772/intechopen.86786.
- [3] Kushkevych, I., Cejnar, J., Treml, J., Dordević, D., Kollar, P., & Vítězová, M. (2020). Recent advances in metabolic pathways of sulfate reduction in intestinal bacteria. *Cells*, 9(3), 698. <https://doi.org/10.3390/cells9030698>.
- [4] Zhang, Z., Zhang, C., Yang, Y., Zhang, Z., Tang, Y., Su, P., & Lin, Z. (2022). A review of sulfate-reducing bacteria: Metabolism, influencing factors and application in wastewater treatment. *Journal of Cleaner Production*, 376, 134109. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2022.134109>.
- [5] Sedighi, M. (2021). " Using Modified Clinoptilolite to Remove Sulfate and Nitrate Ions from Aqueous Solution in Adsorption Process ", *Iranian Chemical Engineering Journal*, 21(121), 7–20, doi: 10.22034/ijche.2021.283820.1111, In Persian.
- [6] Kazemi, S., Manteghian, M. (2019). "Oxidative removal of water-soluble sulfur compounds using Ni–Mo core–shell nanocatalyst", *Iranian Chemical Engineering Journal*, 18(105), 6–17, In Persian.
- [7] Hansel, C. M., Lentini, C. J., Tang, Y., Johnston, D. T., Wankel, S. D., & Jardine, P. M. (2015). Dominance of sulfur-fueled iron oxide reduction in low-sulfate freshwater sediments. *The ISME journal*, 9(11), 2400-2412. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.50>.
- [8] Liang, Z., Siegert, M., Fang, W., Sun, Y., Jiang, F., Lu, H., ... & Wang, S. (2018). Blackening and odorization of urban rivers: a bio-geochemical process. *FEMS microbiology ecology*, 94(3), fix180. <https://doi.org/10.1093/femsec/fix180>.
- [9] Bos'hagh, F., Mokhtarani, B., Mortaheb, H.R. (2015). "Biodesulfurization: advances and future challenges", *Iranian Chemical Engineering Journal*, 14(82), 96–109, In Persian.
- [10] Barton, L. L., & Fauque, G. D. (2009). Biochemistry, physiology and biotechnology of sulfate- reducing bacteria. *Advances in applied microbiology*, 68, 41-98. [https://doi.org/10.1016/S0065-2164\(09\)01202-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2164(09)01202-7).
- [11] Hao, T. W., Xiang, P. Y., Mackey, H. R., Chi, K., Lu, H., Chui, H. K., ... & Chen, G. H. (2014). A review of biological sulfate conversions in wastewater treatment. *Water research*, 65, 1-21. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2014.06.043>.
- [12] Zhuang, X., Wang, S., & Wu, S. (2024). Electron transfer in the biogeochemical sulfur cycle. *Life*, 14(5), 591. <https://doi.org/10.3390/life14050591>.
- [13] Favas, P. J., Martino, L. E., & Prasad, M. N. (2018). Abandoned mine land reclamation—Challenges and opportunities (holistic approach). *Bio-geotechnologies for mine site rehabilitation*, 3-31. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-812986-9.00001-4>.
- [14] Hao, O. J., Chen, J. M., Huang, L., & Buglass, R. L. (1996). Sulfate- reducing bacteria. *Critical reviews in environmental science and technology*, 26(2), 155-187. <https://doi.org/10.1080/10643389609388489>.
- [15] Novair, S. B., Biglari, Z., Lajayer, B. A., Shu, W., & Price, G. W. (2024). The role of sulphate-reducing bacteria (SRB) in bioremediation of sulphate-rich wastewater:

- Focus on the source of electron donors. *Process Safety and Environmental Protection*, 184, 190-207. <https://doi.org/10.1016/j.psep.2024.01.103>.
- [16] Liamleam, W., & Annachhatre, A. P. (2007). Electron donors for biological sulfate reduction. *Biotechnology advances*, 25(5), 452-463. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2007.05.002>.
- [17] Qian, Z., Tianwei, H., Mackey, H. R., van Loosdrecht, M. C., & Guanghao, C. (2019). Recent advances in dissimilatory sulfate reduction: from metabolic study to application. *Water research*, 150, 162-181. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2018.11.018>.
- [18] Barton, L. L., & Fauque, G. D. (2022). *Sulfate-reducing bacteria and archaea* (p. 564). Cham: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-96703-1>.
- [19] Bhatnagar, S., Badger, J. H., Madupu, R., Khouri, H. M., O'Connor, E. M., Robb, F. T., ... & Eisen, J. A. (2015). Genome sequence of the sulfate-reducing thermophilic bacterium *Thermodesulfovibrio yellowstonii* strain DSM 11347T (phylum Nitrospirae). *Genome announcements*, 3(1), e01489-14. <https://doi.org/10.1128/genomeA.01489-14>.
- [20] Sun, B., Cole, J. R., & Tiedje, J. M. (2001). *Desulfomonile limimaris* sp. nov., an anaerobic dehalogenating bacterium from marine sediments. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 51(2), 365-371. <https://doi.org/10.1099/00207713-51-2-365>.
- [21] Zhao, C., Chen, N., Liu, T., & Feng, C. (2023). Effects of adding different carbon sources on the microbial behavior of sulfate-reducing bacteria in sulfate-containing wastewater. *Journal of Cleaner Production*, 392, 136332. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2023.136332>.
- [22] Plugge, C. M., Zhang, W., Scholten, J. C., & Stams, A. J. (2011). Metabolic flexibility of sulfate-reducing bacteria. *Frontiers in microbiology*, 2, 81. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2011.00081>.
- [23] Guo, G., Ekama, G. A., Wang, Y., Dai, J., Biswal, B. K., Chen, G., & Wu, D. (2019). Advances in sulfur conversion-associated enhanced biological phosphorus removal in sulfate-rich wastewater treatment: a review. *Bioresource technology*, 285, 121303. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.03.142>.
- [24] Wu, B., Liu, F., Fang, W., Yang, T., Chen, G. H., He, Z., & Wang, S. (2021). Microbial sulfur metabolism and environmental implications. *Science of The Total Environment*, 778, 146085. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146085>.
- [25] Thauer, R. K., Stackebrandt, E., & Hamilton, W. A. (2007). Energy metabolism and phylogenetic diversity of sulphate-reducing bacteria. *Sulphate-reducing bacteria: Environmental and engineered systems, 2007*, 1-38.
- [26] Tang, W. T., Hao, T. W., & Chen, G. H. (2021). Comparative metabolic modeling of multiple sulfate-reducing prokaryotes reveals versatile energy conservation mechanisms. *Biotechnology and Bioengineering*, 118(7), 2676-2693. <https://doi.org/10.1002/bit.27787>.
- [27] Kushkevych, I., Vítězová, M., Vítěz, T., & Bartoš, M. (2017). Production of biogas: Relationship between methanogenic and sulfate-reducing microorganisms. *Open Life Sciences*, 12(1), 82-91. <https://doi.org/10.1515/biol-2017-0009>.
- [28] Kushkevych, I., Vítězová, M., Vítěz, T., Kováč, J., Kaucká, P., Jesionek, W., ... & Barton, L. (2018). A new combination of substrates: Biogas production and diversity of the methanogenic microorganisms. *Open Life Sciences*, 13(1), 119-128. <https://doi.org/10.1515/biol-2018-0017>.

- [29] Rückert, C. (2016). Sulfate reduction in microorganisms—recent advances and biotechnological applications. *Current opinion in microbiology*, 33, 140-146. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2016.07.007>.
- [30] Li, X., Lan, S. M., Zhu, Z. P., Zhang, C., Zeng, G. M., Liu, Y. G., ... & Wu, S. H. (2018). The bioenergetics mechanisms and applications of sulfate-reducing bacteria in remediation of pollutants in drainage: a review. *Ecotoxicology and environmental safety*, 158, 162-170 <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.04.025>.
- [31] Venceslau, S. S., Stockdreher, Y., Dahl, C., & Pereira, I. A. C. (2014). The “bacterial heterodisulfide” DsrC is a key protein in dissimilatory sulfur metabolism. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1837(7), 1148-1164. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2014.03.007>.
- [32] Flowers, J. J., Richards, M. A., Baliga, N., Meyer, B., & Stahl, D. A. (2018). Constraint-based modelling captures the metabolic versatility of *Desulfovibrio vulgaris*. *Environmental microbiology reports*, 10(2), 190-201. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12619>.
- [33] Santos, A. A., Venceslau, S. S., Grein, F., Leavitt, W. D., Dahl, C., Johnston, D. T., & Pereira, I. A. (2015). A protein trisulfide couples dissimilatory sulfate reduction to energy conservation. *Science*, 350(6267), 1541-1545. <https://doi.org/10.1126/science.aad3558>.
- [34] Hidalgo-Ulloa, A., Sánchez-Andrea, I., Buisman, C., & Weijma, J. (2020). Sulfur reduction at hyperthermoacidophilic conditions with mesophilic anaerobic sludge as the inoculum. *Environmental science & technology*, 54(22), 14656-14663. <https://doi.org/10.1021/acs.est.0c02557>.
- [35] Yu, M., Lu, H., Wu, D., Zhao, Q., Meng, F., Wang, Y., ... & Chen, G. H. (2016). Effects of carbon-to-sulfur (C/S) ratio and nitrate (N) dosage on Denitrifying Sulfur cycle-associated Enhanced Biological Phosphorus Removal (DS-EBPR). *Scientific reports*, 6(1), 23221. <https://doi.org/10.1038/srep23221>.
- [36] Zhu, S., Khan, M. A., Kameda, T., Xu, H., Wang, F., Xia, M., & Yoshioka, T. (2022). New insights into the capture performance and mechanism of hazardous metals Cr³⁺ and Cd²⁺ onto an effective layered double hydroxide based material. *Journal of hazardous materials*, 426, 128062. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.128062>.
- [37] Zhu, S., Xia, M., Chu, Y., Khan, M. A., Lei, W., Wang, F., ... & Wang, A. (2019). Adsorption and desorption of Pb (II) on l-lysine modified montmorillonite and the simulation of interlayer structure. *Applied Clay Science*, 169, 40-47. <https://doi.org/10.1016/j.clay.2018.12.017>.
- [38] Bai, M., Zhao, W., Qiu, H., Wang, Y., Bi, X., Wang, B., ... & Qin, Y. (2025). A Novel Pre-denitrification Phosphorus Removal System: Process, Microorganisms, and Mechanism. *ACS ES&T Engineering* <https://doi.org/10.1021/acsestengg.5c00194>.
- [39] Wu, D., Ekama, G. A., Lu, H., Chui, H. K., Liu, W. T., Brdjanovic, D., ... & Chen, G. H. (2013). A new biological phosphorus removal process in association with sulfur cycle. *Water research*, 47(9), 3057-3069. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2013.03.009>.
- [40] Zhou, Q., Wu, W., & Wang, J. (2025). Simultaneous occurrence of sulfate reduction and nitrate reduction in solid-phase denitrification system. *Chemical Engineering Journal*, 507, 160570. <https://doi.org/10.1016/j.cej.2025.160570>.
- [41] Horn, E. J. (2020). *Tannery effluent characterisation & culture enrichment for enhancement of biological treatment* (Doctoral dissertation, Cape Peninsula University of Technology).

- [42] Zhang, Y., Hua, Z. S., Lu, H., Oehmen, A., & Guo, J. (2019). Elucidating functional microorganisms and metabolic mechanisms in a novel engineered ecosystem integrating C, N, P and S biotransformation by metagenomics. *Water Research*, *148*, 219-230. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2018.10.061>.
- [43] Cao, J., Sun, Q., Zhao, D., Xu, M., Shen, Q., Wang, D., ... & Ding, S. (2020). A critical review of the appearance of black-odorous waterbodies in China and treatment methods. *Journal of hazardous materials*, *385*, 121511. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2019.121511>.
- [44] Li, J., Cai, M. H., Miao, Y., Luo, G., Li, W. T., Li, Y., & Li, A. M. (2019). Bacterial community structure and predicted function in an acidogenic sulfate-reducing reactor: Effect of organic carbon to sulfate ratios. *Bioresource Technology*, *293*, 122020. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.122020>.
- [45] Sado-Inamura, Y., & Fukushi, K. (2018). Considering water quality of urban rivers from the perspectives of unpleasant odor. *Sustainability*, *10*(3), 650. <https://doi.org/10.3390/su10030650>.
- [46] Wang, R., Xu, S., Jiang, C., Zhang, Y., Bai, N., Zhuang, G., ... & Zhuang, X. (2019). Impacts of human activities on the composition and abundance of sulfate-reducing and sulfur-oxidizing microorganisms in polluted river sediments. *Frontiers in Microbiology*, *10*, 231. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00231>.

A Review on Sulfate Reducing Bacteria: Metabolic Diversity, Environmental Interactions, and Biotechnological Applications

L. Doosti¹, F. Naeimpoor^{2*}

1- M. Sc. Student of Chemical Engineering, Iran University of Science and Technology

2- Assistant Professor of Chemical Engineering, Iran University of Science and Technology

Email: fnaeim@iust.ac.ir

Abstract

This paper examines the physiological and metabolic characteristics of sulfate-reducing bacteria (SRB), focusing on their energy-generating pathways, electron transfer mechanisms, and roles in the biogeochemical sulfur cycle. Through both heterotrophic and autotrophic metabolisms, SRB can reduce sulfur compounds to sulfide under anaerobic conditions and play a vital role in bioremediation processes and maintaining sulfur balance in the environment. The study also analyzes the energy conservation pathways, sulfate reduction mechanisms, and microbial interactions of SRB across diverse ecosystems. In addition, the biotechnological applications of SRB in treating industrial wastewaters rich in sulfate and heavy metals, as well as the environmental challenges associated with their activity, such as biocorrosion and hydrogen sulfide production, are discussed. Recent advances in utilizing SRB for modern environmental technologies highlight their potential in pollution control, metal recovery, and the synthesis of valuable bio-based compounds. This study provides a comprehensive perspective on the ecological significance, biotechnological potential, and related challenges of SRB.

Keywords: Sulfate reducing bacteria, Electron transfer, Heterotrophy and Autotrophy, Bioremediation of wastewater