

南京大学紫金全兴环境基金资助出版

环境生物介体理论与技术

郭建博 逯彩彩 廉 静 等[®]著



科学出版社

非外借

环境生物介体理论与技术

郭建博 逯彩彩 廉 静 等 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书基于生物电子传递基础理论,从概念到分类,从原理到应用,从现状到展望,较为系统地阐述了环境生物介体理论与技术;借助生物酶学、生物电化学和生物能量学等交叉学科思维,建立了探究介体催化机理的新方法;结合高分子材料科学的技术与方法,研发了多种介体修饰功能材料,为介体催化强化难降解污染物的生物转化的应用提供技术支持。全书共分为三篇,第一篇生物介体理论基础篇,主要介绍生物呼吸与电子传递理论和介体催化理论;第二篇生物介体催化技术篇,总结介体调控多种污染物的生物转化的催化机理、性能和技术的研究成果;第三篇介体理论与应用展望篇,提出了基于介体理论的宏介体新内涵,并展望了介体技术应用的发展方向。本书具有新颖性、科学性、系统性和启发性,将为环境生物技术学科的发展提供助力。

本书可供环境科学、环境工程、生物化学、化学工程、材料科学(高分子)等领域的科研工作者和研究生参考。

图书在版编目(CIP)数据

环境生物介体理论与技术/郭建博等著. —北京:科学出版社, 2019.6
ISBN 978-7-03-060887-1

I. ①环… II. ①郭… III. ①环境生物学-研究 IV. ①X17

中国版本图书馆CIP数据核字(2019)第050339号

责任编辑:张 析/责任校对:杜子昂
责任印制:吴兆东/封面设计:东方人华

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京中石油彩色印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2019年6月第 一 版 开本:720×1000 B5

2019年6月第一次印刷 印张:12 3/4

字数:242 000

定价:88.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

随着经济的持续快速增长,资源与能源消耗大幅度增加,使得环境污染问题日趋严重。生物处理技术作为一种最为经济、有效的水处理技术得到广泛的应用。传统的好氧生物处理技术无法有效降解某些污染物,通常可利用厌氧生物处理技术解决此问题;然而厌氧生物降解速率较慢,是难降解污染物生物降解的瓶颈,对难降解污染物的高效生物处理技术的研究已成为水污染控制工程、环境水化学、水处理微生物学领域研究的重点和难点之一。介体催化强化难降解污染物的化学和生物转化的研究,为难降解污染物的高效生物降解提供了新的研究思路。介体催化调控厌氧生物净化技术的研究是国际环境领域近 30 年快速发展形成的新的研究热点和焦点,其基础理论和应用策略研究将提升介体催化调控厌氧生物净化技术的工程应用能力。

自 2004 年始首次开展非水溶介体催化强化偶氮染料脱色研究以来,本书著者及其所带领的科研团队在介体催化调控厌氧生物净化技术方面开展了系统的研究工作。课题组先后完成国家自然科学基金项目 4 项,教育部“新世纪优秀人才支持计划”1 项,河北省杰出青年科学基金项目 1 项,天津市自然科学基金重点项目等多项相关课题的研究,研究成果集成为本书内容。

本书是国内较系统介绍环境生物介体催化强化污染物生物降解的专著。全书共分为三篇,第一篇生物介体理论基础,第二篇生物介体催化技术,第三篇介体理论与应用展望;第 1 章由侯雅男讲师和张徐祥教授整编;第 2 章由逯彩彩讲师、郭建博教授和张徐祥教授整编;第 3 章由郭建博教授和李海波讲师整编;第 4 章由李海波讲师和郭延凯整编;第 5 章由张超博士生和廉静教授整编;第 6 章由宋圆圆讲师和郭建博教授整编;第 7 章由廉静教授、郭建博教授、逯彩彩讲师和侯雅男讲师整编。全书成书过程由郭建博教授、逯彩彩讲师和廉静教授负责。

本书研究工作均为课题组所有师生共同辛勤劳动的成果,特别是廉静教授、逯彩彩讲师、李海波讲师、宋圆圆讲师、侯雅男讲师、郭延凯助理研究员和博士生张超参与相关编写。张立辉硕士、王晓磊硕士、康丽硕士、陈延明硕士、赵丽

君硕士、许志芳硕士、张华雨硕士、许晴硕士、胡珍珍硕士、田秀蕾硕士、杨丹硕士、谢珍硕士、张伟宏硕士等完成此书相关研究成果。另外，衷心感谢南京大学任洪强教授、天津大学宋浩教授、南开大学王鑫教授等对本书成果的指导和成书过程的斧正！

著者希望该书会对环境工程、环境化学和水污染控制等相关领域科研和技术人员有所帮助，但由于著者水平有限，书中错误在所难免，敬请读者批评指正。

著者

2019年1月

目 录

前言

第一篇 生物介体理论基础

第 1 章 微生物呼吸与电子传递理论	3
1.1 呼吸作用	3
1.1.1 传统呼吸	3
1.1.2 胞外呼吸	7
1.2 电子传递系统理论	9
1.2.1 传统电子传递链概述	9
1.2.2 电子传递链及其传递体的排列顺序	10
1.2.3 电子传递链的组成部分	11
1.2.4 电子传递抑制剂	13
1.2.5 胞外呼吸电子传递过程与机制	16
1.3 微生物新型呼吸	21
1.3.1 产电呼吸	21
1.3.2 铁(锰)呼吸	25
1.3.3 腐殖质呼吸	28
1.3.4 介体介导微生物胞外呼吸机制与优势	33
参考文献	34
第 2 章 介体催化理论	36
2.1 介体的概念与发展	36
2.1.1 介体概念与特点	36
2.1.2 介体的发展历程	37

2.2	介体体系	38
2.2.1	好氧微生物介体系统	38
2.2.2	厌氧微生物介体系统	41
2.3	介体分类	42
2.3.1	按化学结构分类	42
2.3.2	按来源分类	47
2.3.3	按作用位点分类	49
2.3.4	按介体生物特性分类	51
2.3.5	按水溶性分类	52
2.4	非水溶性介体	53
2.4.1	基于碳材料的非水溶性介体	53
2.4.2	介体的固定化构建非水溶性介体	58
2.5	介体催化污染物厌氧生物转化的机理	67
2.5.1	介体催化污染物生物转化机理	67
2.5.2	介体对污染物厌氧生物转化的调控	71
2.6	介体催化性能的影响因素	75
2.6.1	介体固有特性	75
2.6.2	环境因素	80
2.7	介体特性分析方法	84
2.7.1	核磁共振氢谱	84
2.7.2	电化学分析方法	84
2.7.3	电子顺磁共振	86
2.7.4	红外吸收光谱分析	86
2.7.5	理论模拟与计算	87
	参考文献	88

第二篇 生物介体催化技术

第3章	介体强化偶氮染料生物脱色	97
3.1	固定化醌类介体强化偶氮染料生物脱色	97
3.1.1	海藻酸钙固定化醌类介体对脱色速率的影响	98
3.1.2	醌基修饰载体对染料生物脱色的加速作用	100

3.1.3	AQS 改性的磁性纳米粒子强化偶氮染料生物脱色	102
3.2	固定化非醌类介体强化偶氮染料脱色	105
3.2.1	中性红改性聚丙烯酸 (PAA-NR) 水凝胶强化偶氮染料 生物脱色	106
3.2.2	PAA-NR 的强化稳定性	107
3.3	固定化醌类介体强化生物脱色机理	108
3.3.1	醌介体强化酸性红 B 脱色过程中氧化还原电位变化	108
3.3.2	醌介体强化生物脱色过程中的电子传递特性	109
3.3.3	介体循环伏安特性与介体强化性能的关系	111
3.3.4	醌介体强化效果与其化学结构活性相关性分析	114
3.4	固定化非醌类介体强化生物脱色机理	116
3.4.1	非醌介体强化生物脱色过程中的电子传递特性	116
3.4.2	PAA-NR 体系偶氮染料生物脱色的电子传递机制	120
	参考文献	121
第 4 章	介体催化强化生物反硝化	124
4.1	水溶性介体强化生物反硝化特性研究	125
4.1.1	水溶性醌类介体强化反硝化性能	125
4.1.2	卟啉类介体强化反硝化性能	126
4.2	固定化醌类功能介体催化强化生物反硝化	129
4.2.1	聚吡咯活性炭毡固定化醌类介体强化反硝化特性	130
4.2.2	PET-AQS 强化反硝化特性	131
4.2.3	醌基 PA 膜强化反硝化特性	132
4.3	醌类介体强化反硝化机理	133
4.3.1	醌呼吸菌在反硝化颗粒污泥中的分布及丰度特征	133
4.3.2	菌株 GW1 的醌呼吸特性	134
4.3.3	醌介体加速反硝化过程中的电子传递特性	135
4.4	血红素介体强化反硝化机理	138
4.4.1	血红素强化反硝化过程中的电子传递特性	138
4.4.2	卟啉类介体强化反硝化的结构分析	141
	参考文献	142

第5章 介体催化强化高氯酸盐生物转化	146
5.1 醌介体催化强化高氯酸盐降解特性	146
5.1.1 醌介体对高氯酸盐降解的影响	146
5.1.2 环境因素对介体催化强化高氯酸盐降解的影响	148
5.2 醌介体催化强化高氯酸盐降解机理	149
5.2.1 醌介体催化强化高氯酸盐降解酶学响应机制	150
5.2.2 醌介体催化强化高氯酸盐降解电子传递机理	150
5.3 醌介体催化强化微生物燃料电池降解高氯酸盐特性	154
5.3.1 醌介体种类对 MFC 产电及高氯酸盐降解性能的影响	154
5.3.2 醌介体调控 MFC 产电呼吸链	158
5.3.3 醌介体对产电呼吸菌的影响	160
参考文献	161
第6章 介体调控重金属污染微生物修复	164
6.1 介体调控铬的生物还原机理与技术	165
6.1.1 介体调控铬(VI)的生物还原机理	165
6.1.2 介体调控铬(VI)生物还原的影响因素	166
6.1.3 AQS 调控铬(VI)生物还原电子传递机制	169
6.2 介体调控铈的生物还原机理与技术	171
6.2.1 介体调控铈(IV)的生物还原机理	171
6.2.2 介体调控铈(IV)生物还原的影响因素	172
6.2.3 AQDS 调控铈(IV)生物还原电子传递机制	174
6.3 介体调控其他金属生物还原技术	175
6.3.1 介体调控土壤重金属生物提取	175
6.3.2 介体调控放射性核素生物修复	176
6.3.3 介体调控贵金属催化剂生物回收	177
参考文献	178

第三篇 介体理论与应用展望

第7章 电子宏介体理论与应用展望	185
7.1 介体理论展望	185
7.1.1 氧化还原电子宏介体(电子穿梭体)理论	185

7.1.2	生物能量电子宏介体理论	186
7.1.3	生物电容电子宏介体理论	187
7.1.4	电子信号宏介体理论	188
7.2	介体应用展望	189
7.2.1	新型生物电子介体材料的开发与应用	190
7.2.2	生物电子介体材料的固载与应用	190
7.2.3	内源生物电子介体与合成生物学的耦合与应用	191
	参考文献	191

第一篇 生物介体理论基础

第 1 章 微生物呼吸与电子传递理论

1.1 呼吸作用

微生物呼吸作用是指微生物细胞内发生有机物的酶促氧化反应释放电子，并偶联细胞呼吸链产生 ATP 能量的过程，是微生物维持生命活动的基本能量代谢方式。底物在氧化过程中脱去的氢或电子并不直接与中间代谢产物结合，而是通过一系列的电子传递过程，最终传递给电子受体。人们常根据末端电子受体的不同，将微生物呼吸分为有氧呼吸、无氧呼吸和发酵。随着微生物学研究不断发展，胞外呼吸逐渐成为备受关注的新型呼吸方式。故广义呼吸又可分为传统呼吸和胞外呼吸。

1.1.1 传统呼吸

1. 有氧呼吸

能够进行有氧呼吸的微生物包括需氧菌和兼性厌氧菌。在原核生物中，有氧呼吸是在细胞质中和细胞膜上进行的。而对真核生物，这种过程则是在线粒体基质中进行。有氧呼吸根据呼吸基质可分为两类：一类是以有机物为呼吸基质的化能异养型微生物的有氧呼吸；另一类是以无机能源物质为呼吸基质的化能自养型微生物的有氧呼吸。

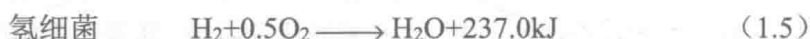
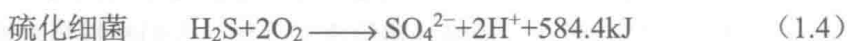
(1) 以有机物为呼吸基质。在好氧呼吸过程中，有机物氧化释放出的电子先转移给 NAD^+ ，使 NAD^+ 还原为 NADH ， NADH 再氧化释放电子成为 NAD^+ ，电子转移给电子传递体系，电子传递体系再将电子转移给最终受体 O_2 ， O_2 得到电子被还原并与底物氧化脱去的 H 结合生成 H_2O 。

异养型微生物最易利用的能源和碳源是葡萄糖。葡萄糖经糖酵解 (EMP) 等途径酵解形成的丙酮酸，在有氧条件下，经过有氧呼吸，丙酮酸先转变为乙酰辅酶 A，随即进入三羧酸循环，被彻底氧化生成 CO_2 和 H_2O ，同时释放大量能量。

在三羧酸循环中, 1 分子丙酮酸完全氧化为 3 分子 CO_2 , 同时生成 15 分子 ATP。反应方程式为:



(2) 以无机物为呼吸基质。化能自养型微生物能从无机化合物的氧化中获得能量, 以无机物如 NH_4^+ 、 NO_2^- 、 H_2S 、 S 、 H_2 和 Fe^{2+} 等为呼吸基质, 把它们作为电子供体, 氧为最终电子受体, 电子供体被氧化后释放的电子, 经过呼吸链和氧化磷酸化合成 ATP, 为同化 CO_2 提供能量。因此, 化能自养菌一般是好氧菌, 这类微生物包括亚硝化细菌、硝化细菌、硫化细菌、氢细菌和铁细菌等。它们广泛分布在土壤和水域中, 并对自然界的物质转化起着重要作用。化能自养型微生物对底物的要求具有严格的专一性, 如硝化细菌不能氧化无机硫化物, 同样, 硫化细菌也不能氧化氨或亚硝酸盐。这些微生物氧化产能反应式为:



上述无机底物不仅可作为最初的能源供体, 其中有些底物如 NH_4^+ 、 H_2S 、 H_2 等还可作为质子供体, 通过逆呼吸链传递的方式形成用于还原 CO_2 的还原力 NADH, 但这是一个需要消耗 ATP 的过程。如硝化细菌生长所需还原力 NADPH 是通过消耗 ATP 的电子逆传递产生, 每产生 1 个 NADPH 至少要消耗 3 个 ATP。

与以有机物为呼吸基质的有氧呼吸相比较, 化能自养型微生物的能量代谢有如下特点: 无机底物的氧化直接与呼吸链相偶联, 即无机底物由脱氢酶或氧化还原酶催化脱氢或脱电子后, 随即进入呼吸链传递, 这与异养型微生物对葡萄糖等有机底物的好氧化需经过多途径逐级脱氢有明显差异; 不同的化能自养型微生物呼吸链组成和长短往往不同, 因而呼吸链具有多样性; 化能自养型微生物呼吸链氧化磷酸化率比较低, 产能效率一般低于化能异养型微生物, 这是该类微生物世代周期长的重要原因之一。

2. 无氧呼吸

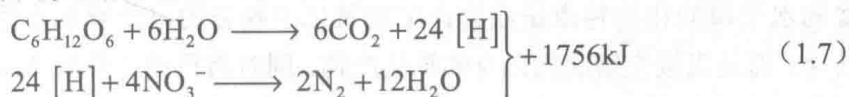
除了氧气和微生物自身代谢产物以外, 厌氧体系中存在其他的电子受体 (如亚硝酸根、硝酸根、硫酸根以及碳酸根等) 时, 根据电子受体氧化还原电势的高低, 还原力按优先顺序将电子转移给外界电子受体, 这个过程一般被称为无氧呼吸或厌氧呼吸。进行无氧呼吸的微生物主要是厌氧菌和兼性厌氧菌。在无氧呼吸

中作为能源物质的呼吸基质一般是有机物(葡萄糖、乙酸等),它们被氧化为 CO_2 , 生成 ATP。

无氧呼吸与发酵过程不同,它需要细胞色素等电子传递体,并在能量分级释放过程中伴随有氧化磷酸化作用而生成 ATP,也能产生较多的能量用于生命活动。但由于部分能量在没有充分释放之前就随电子传递给了最终电子受体,基质在无氧呼吸过程中氧化不彻底,所以生成的能量比有氧呼吸少。根据呼吸链末端最终氢受体的不同,可以把无氧呼吸分成硝酸盐呼吸、硫酸盐呼吸、碳酸盐呼吸和延胡索酸呼吸等。进行无氧呼吸的微生物一般生活在河流、湖泊和池塘底部淤泥等缺氧环境中。

(1) 硝酸盐呼吸。在缺氧条件下,有些细菌能以有机物作为供氢体,以硝酸盐作为最终电子受体,硝酸盐接受电子后被还原为亚硝酸盐和氮气等的过程被称为硝酸盐呼吸,又称为硝酸盐还原作用和反硝化作用。在污水生物处理工程中,降低污水中含氮量的生物脱氮法就是在反硝化作用的原理上建立起来的。

能进行反硝化作用的细菌有脱氮假单胞菌 (*Pseudomonas denitrificans*)、铜绿假单胞菌 (*Pseudomonas aeruginosa*) 和地衣芽孢杆菌 (*Bacillus licheniformis*) 等。它们多数是兼性微生物,在溶解氧浓度极低的环境中可利用硝酸盐中的氮作为电子受体。绝大多数硝酸盐还原细菌电子供体是有机物,如葡萄糖、乙酸和甲醇等。以葡萄糖为供氢体的反应式如下:



(2) 碳酸盐呼吸。碳酸盐呼吸也称为异化型碳酸盐还原或产甲烷作用。能进行碳酸盐还原作用的细菌属于产甲烷细菌 (Methanogens), 它能在氢等物质的氧化过程中,以 CO_2 作为最终的电子受体,通过无氧呼吸将 CO_2 还原为甲烷。常见的产甲烷细菌有产甲烷八叠球菌属 (*Methanosarcina*)、产甲烷杆菌属 (*Methanobacterium*)、产甲烷短杆菌属 (*Methanobrevibacter*) 和产甲烷球菌属 (*Methanococcus*) 等。产甲烷细菌主要存在于缺氧的沼泽地、河流、湖泊和池塘的淤泥中,它在废水厌氧生物处理中发挥着重要作用。

(3) 硫酸盐呼吸。硫酸盐呼吸也称为异化型硫酸盐还原或反硫化作用。能进行硫酸盐还原作用的细菌称为硫酸盐还原菌,它能以有机物作为氧化基质,氧化过程中释放出的电子可使硫酸盐逐步还原为 H_2S 。硫酸盐还原菌有脱硫弧菌属 (*Desulphovibrio*) 和脱硫肠状菌属 (*Desulfotomaculum*) 等。大多数硫酸盐还原菌不能利用葡萄糖作为能源,而是利用乳酸和丙酮酸等其他细菌的发酵产物。反应方程式如下:



(4) 延胡索酸呼吸。延胡索酸呼吸是指呼吸链末端氢受体为延胡索酸的无氧呼吸,如雷氏变形杆菌(*Proteus rettgeri*)和甲酸乙酸梭菌(*Clostridium formicoaceticum*)能以延胡索酸作为受氢体,还原产物为琥珀酸。需要指出的是,琥珀酸也能在以丙酮酸为底物的厌氧发酵中产生,但其前体为草酰乙酸,而不是延胡索酸,形式中也没有呼吸链传递氢过程。

3. 发酵

发酵有广义与狭义两种概念。广义的发酵是指微生物在有氧或无氧条件下利用营养物质生长繁殖并生产对人类有用产品的过程。如发酵工业中利用酵母菌生产面包酵母或酒精,利用链霉菌生产抗生素等。狭义的发酵是指在无外在电子受体时,微生物在无氧条件下氧化有机物,有机物仅发生部分氧化,将有机物生物氧化过程中释放的电子直接转移给未彻底氧化的中间产物,放出少量能量,其余的能量保留在最终产物中。在这里我们要讨论的是狭义的发酵,即微生物生理学意义上的发酵。

在有机物的发酵过程中,产生一种含高能磷酸基团的代谢中间体,中间体将高能键(~)交给ADP,使ADP磷酸化而生成ATP,这个过程就是基质(底物)水平磷酸化(substrate level phosphorylation),反应式为 $\text{X} \sim \text{P} + \text{ADP} \rightarrow \text{ATP} + \text{X}$ 。底物水平磷酸化的特点是底物在生物氧化中脱去的电子或氢不经过电子传递链传递,而是直接交给底物自身的氧化产物,同时将释放能量给ADP,形成ATP。因此,能被发酵的有机化合物,不能是高氧化态或高还原态的物质。过分地被氧化的物质不能再氧化,就不能产生足以维持生长的能量;过分地被还原的物质,不能作为电子受体而进一步被还原。因此,碳氢化合物及其他高度还原的化合物不能作为发酵底物。

根据微生物对葡萄糖发酵产物的不同,将微生物发酵分为多种类型。

(1) 乙醇发酵。厌氧微生物发酵产乙醇是研究最早的发酵类型,其中酵母菌是进行乙醇发酵的典型代表,它们在缺氧的条件下,将葡萄糖经糖酵解途径产生丙酮酸,然后丙酮酸脱羧生成乙醛,乙醛被还原成乙醇,工业上用于生产乙醇。另一种是在一些肠道细菌和高温细菌中,如 *Terminosporus thermocellus* 等,这些细菌中不含有丙酮酸脱羧酶而是含有乙醛脱氢酶,所以其从丙酮酸产乙醇的途径与第一种途径不同,丙酮酸在丙酮酸-铁氧化还原蛋白氧化还原酶的作用下先生成乙酰辅酶A,乙酰辅酶A在乙醛脱氧酶的作用下生成乙醛,乙醛在乙醇脱氧酶的催化作用下接受NADH的还原力生成乙醇。

(2) 乳酸发酵。进行乳酸发酵的微生物主要是细菌。它们利用糖经糖酵解途径生成丙酮酸, 丙酮酸还原产生乳酸。泡菜、酸菜和青贮饲料都是利用乳酸发酵, 使其积累乳酸, 以便抑制其他微生物的生长, 从而使青菜、青贮饲料等得以保存。乳酸发酵又分为同型乳酸发酵(只积累乳酸的发酵)和异型乳酸发酵(在葡萄糖的发酵产物中, 除乳酸外还有乙醇或乙酸及 CO_2 等产物)。

(3) 丙酮丁醇发酵。丙酮丁醇发酵也是研究得比较透彻的一类发酵类型, 是大规模应用于工业生产的发酵类型之一, 其重要性仅次于乙醇发酵。丙酮丁醇发酵(acetone-butanol fermentation)简称 AB 发酵, 因产物中还含有部分乙醇, 也被称为 ABE 发酵(acetone-butanol-ethanol fermentation)。在 AB 发酵的初始阶段, 氢气、二氧化碳、乙酸和丁酸是主要代谢产物, 这个阶段称为酸化阶段(acidogenic phase)。葡萄糖经过 EMP 途径生成丙酮酸, 而后丙酮酸在丙酮酸-铁氧化还原蛋白氧化还原酶的催化作用下生成乙酰辅酶 A, 乙酰辅酶 A 在磷酸转乙酰酶和乙酸激酶的催化作用下生成乙酸; 乙酰辅酶 A 在乙酰辅酶 A-乙酰转移酶、丁酰辅酶 A 脱氢酶、磷酸盐丁酰基转移酶和丁酸激酶等酶的催化作用下生成丁酸。随着酸化过程的进行, 体系中 pH 开始降低, 代谢途径发生转变, 由产酸途径转化为产溶剂途径(即产丙酮、丁醇和乙醇的阶段)。

此外, 还有丁酸和混合酸发酵(能积累多种有机酸, 如甲酸、乙酸、乳酸和琥珀酸等)类型等。废水厌氧生物处理是环境工程与能源工程的一项重要技术, 是有机废水强有力的处理方法之一。其中的厌氧发酵技术可以减少好氧生物处理技术的耗能, 其有机物转化产物(沼气及氢气)也可作为替代传统不可再生化石燃料(煤和石油)的新型清洁能源, 同时可将废水中的各种复杂有机物分解转化, 提高其可生化性。现今的厌氧生物处理方法不仅能处理高、中等浓度有机废水, 还成功地运用于低浓度有机废水, 为废水处理提供了一条高效能、低能耗, 并符合可持续发展原则的治理途径。

1.1.2 胞外呼吸

胞外呼吸作为新型的呼吸方式, 是指微生物在细胞内彻底氧化有机物释放电子, 产生的电子经胞内呼吸链传递到胞外电子受体使其还原, 同时产生能量维持微生物自身生长的过程, 其本质是微生物代谢获取能量的一种方式。胞外呼吸主要是相对于传统的胞内呼吸而言的, 胞内呼吸的电子受体(氧气、硝酸盐和延胡索酸盐等)一般通过扩散等方式进入细胞内, 电子传递及还原反应在细胞内完成。而胞外呼吸的电子受体(如活性炭、铁氧化物)通常则不能进入细胞, 只能在胞外被还原。故胞外呼吸可看成是细菌电子传递链延长至细胞膜外的结果。根据最