

원소의 지구화학적 거동에 미치는 박테리아의 영향 : 지구미생물학의 최근 연구 동향

이종운* · 전효택**

Bacterial Effects on Geochemical Behavior of Elements : An Overview on Recent Geomicrobiological Issues

Jong-Un Lee* and Hyo-Taek Chon**

ABSTRACT: After their first appearance on Earth, bacteria have exerted significant influence on geochemical behavior of elements. Numerous evidence of their control on geochemistry through geologic history has been observed in a variety of natural environments. They have mediated weathering rate, formation of secondary minerals, redox transformation of metals and metalloids, and thus global cycling of elements. Such ability of bacteria receives so considerable attention from microbiologists, mineralogists, geologists, soil scientists, limnologists, oceanographers, and atmospheric scientists as well as geochemists that a new and interdisciplinary field of research called 'geomicrobiology' is currently expanding. Some recent subjects of geomicrobiology which are studied extensively are as follows: 1) Functional groups distributed on bacterial cell walls adsorb dissolved cations onto cell surfaces by electrostatic surface complexation, which is followed by hydrous mineral formation. 2) Dissimilatory metal reducing bacteria conserve energy to support growth by oxidation of organic matter coupled to reduction of some oxidized metals and/or metalloids. They can be effectively used in remediating environments contaminated with U, As, Se, and Cr. 3) Bacteria increase the rate of mineral dissolution by excreting proton and ligands such as organic acids into aqueous system. 4) Thorough investigation on the effects of biofilm on geochemical processes is needed, because most bacteria are adsorbed on solid substrates and form biofilms in natural settings.

Key words: bacteria, geomicrobiology, biomineralization, biodissolution, biofilm, metal reducers

주요어: 박테리아, 지구미생물학, 생광물생성, 생광물용해, 바이오필름, 금속환원균

서 론

최근 들어 선진 각국에서는 다양한 지구화학적 과정에 미치는 미생물의 영향에 대한 실험실 및 야외 연구가 매우 활발히 진행되고 있다. 소위 지구미생물학(geomicrobiology)으로 명명되는 이 새로운 분야는 다

음과 같은 두 가지 측면에서 지구화학의 기존 연구개념 및 방향에 미치는 파장이 크다고 할 수 있다.

첫째, 생물작용 및 그 효과를 배제한 듯한 기존의 지구화학적 개념이 적어도 지구 표층부를 대상으로 할 때에는 더 이상 유효하지 않다는 것이다. 연구가 진행되어 갈수록 풍화작용, 이차 광물의 형성, 원소의 거동 및 순환 등의 여러 지구화학적 과정에 있어 미생물이 미치는 영향은 예상외로 큰 것으로 드러나고 있다(Ehrlich, 1990). 박테리아를 비롯한 미생물은 일반 지표환경에서 발생하는 물리적·화학적 풍화 및 토양층형성은 물론 우리가 상상할 수 있는 모든 극한 환경-예를 들면 산성광산배수, 지하심부, 극지, 고온의 온천 및 해저 열수분출구-에서도 다양한 지구화학적 과정에

* 광주과학기술원 환경공학과 (Department of Environmental Science and Eng., Kwangju Institute of Science and Technology, Kwangju 500-712, Korea), E-mail: jlee@kjist.ac.kr

** 서울대학교 공과대학 지구환경시스템공학부 (School of Civil, Urban and Geosystem Eng., Seoul National University, Seoul 151-742, Korea), E-mail: chon@plaza.snu.ac.kr

관여한다. 이들은 암석의 풍화속도를 증가시키고, 원소의 광역적·국지적 거동을 조절하며, 금속의 산화환원 조건에 따른 species간 변환과정에서 촉매 역할을 하기도 한다. 금속이온을 농집시켜 이차광물을 형성하므로써 대규모 금속광상 형성에 직접적인 원인을 제공하기도 하며, 유독성 중금속 또는 유기화합물의 독성이나 이동도를 감소시킴으로써 이들에 의하여 오염된 지역을 생물학적으로 복구하기도 한다.

둘째, 학제간 (interdisciplinary) 연구의 중요성을 부각시킨 점이다. 쉽게 예상되는 바이지만, 지구화학 또는 미생물학의 독자적인 지식 기반으로서는 지구미생물학을 효과적으로 수행할 수 없으며, 따라서 현재 북미 및 유럽 등지에서는 두 분야의 연구자들이 활발한 정보 교류와 공동연구를 통해 이 분야에 대한 급속한 지식 축적을 이루어나가고 있다. 이는 가장 성공적인 학제간 연구의 한 전형이 되고 있다.

이처럼 지구화학에 미치는 미생물학적 영향이 중요한 연구과제로 부상한 것은 사실 극히 최근의 일로서 지구미생물학이야말로 그 발달단계의 초기에 있는 분야라고 해도 과언이 아니다. 그러나 그 짧은 기간 동안에 외국에서는 매우 조직적이고도 활발한 연구활동을 수행해 오고 있으며 그 결과 이미 막대한 양의 연구성과가 보고되고 있다. 이에 반해 국내에서는 아직 이에 대한 연구실적이 전무하다시피 하며, 다만 산성광산배수 환경에서 관찰되는 acidophilic한 박테리아- 예를 들면, *Thiobacillus ferrooxidans*-에 관한 연구결과가 간혹 발표되고 있는 실정이다 (박천영 등, 1997). 그러나 산성광산배수의 형성에 미치는 박테리아의 영향은 우리가 규명해야 할 여러 중요한 반응 기체의 한 부분일 뿐으로서, 국내의 연구자들이 더욱 넓은 범위의 지구화학적 환경으로 연구 범위를 확장하는 것이 시급하다.

이 논문에서는 여러 미생물 중 특히 박테리아를 대상으로 하여 현재 국제적으로 가장 활발히 연구되고 있는 네 가지 주제에 대한 간단한 이론적 배경과 연구동향을 보고하려 한다. 각 분야는 현실적 이해를 돕기 위하여 연구 주제를 기준으로 구분하였으며 상당 부분 상호 중첩되는 연구영역을 갖는 것임을 밝힌다.

본 론

서언 : 지구화학에 영향을 미치는 박테리아의 특성

다양한 자연조건에서 지구화학적 과정에 영향을 미칠 수 있는 박테리아의 여러 특성 중 중요한 것으로서

그 크기, 생물량 및 대사작용의 다양성 (metabolic diversity)을 들 수 있다. 황산화박테리아 및 cyanobacteria 등의 일부 예외를 제외하면, 일반적으로 박테리아는 1.0~5.0 μm 의 길이와 0.5~1.0 μm 의 직경을 가지고 있다 (Beveridge, 1981). 이러한 작은 크기로 인해 매우 높은 단위 부피당 표면적 비를 갖게 되며 진핵세포 (eukaryotic cells)와 비교할 경우 그 비가 무려 100~1,000배에 달하게 된다 (Nealson and Stahl, 1997). 또한 freeze-substitution 방식으로 제작된 시료를 통해 박테리아의 세포벽 구조를 정밀 관찰한 결과에 의하면 세포벽의 외부는 무수한 섬모구조로 이루어져 있어 부피당 표면적의 비는 더욱 증가하게 된다 (Beveridge *et al.*, 1997). 따라서 전체 생물량 중의 수% 이내로 존재하는 박테리아라고 하더라도 원소와의 실제 반응도는 전체 생물량을 대표한다고 할 수 있다.

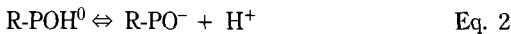
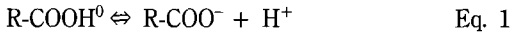
또한 다양한 환경에서 실제적으로 관찰되는 박테리아의 분포량 역시 매우 높다. 지구상의 박테리아는 총 10^{18} g의 생물량을 차지하며 특히 토양층에서는 10^6 ~ 10^9 bacteria/g의 개체수를 보인다 (Barns and Nierzwicki-Bauer, 1997). 지하 수백 미터의 심부 대수층에서도 10^5 ~ 10^7 cells/cm³의 개체수로 존재하는 것으로 보고된다 (Barker *et al.*, 1997).

진핵생물이 그 구조 (structure)와 행태 (behavior)에 의해 구분되는데 반해 박테리아는 그 대사작용의 다양성에 의해 특징지워진다. 즉 박테리아는 포식자로서의 기능을 수행할 수 없음에도 불구하고 매우 효율적으로 주위 환경으로부터 에너지를 개발하여 대사작용을 하기 위해 그들의 생화학적 기능을 조절하여 왔다. 이러한 대사작용의 다양성을 통하여, 박테리아는 매우 제한된 대사기능만을 갖는 진핵생물 (제한된 유기분자만을 에너지원으로, O₂만을 전자수용체로 사용)과 경쟁할 수 있었으며, 이는 진핵생물은 생존이 불가능한 모든 극한 환경에서도 박테리아가 성장할 수 있는 원인이 되었다 (Nealson and Stahl, 1997). 박테리아의 이러한 대사작용의 다양성은 그 높은 표면적 및 생물량과 더불어 다양한 자연환경에서 이들이 지구화학적 요소들과 반응할 수 있는 잠재적 용량을 대폭 증가시킨다.

박테리아에 의한 양이온 흡착과 광물생성 (biomineralization)

박테리아는 토양 공극수, 지하수 또는 지표수에 존재하는 용존이온 (주로 양이온)을 세포벽에 흡착함으로

써 결과적으로 세포 주변에 이차 광물을 형성한다. 이러한 기제는 박테리아 세포벽 구조의 화학적 특성에 기인한다. 박테리아의 세포벽에는 다양한 화학적 반응기가 분포되어 있으며, 주로 카르복실기 (COO⁻), 인산기 (PO₄³⁻), 수산기 (OH⁻) 및 아민기 (NH₄⁺)가 이에 속한다 (Beveridge and Murray, 1980). 이 반응기들은, 그람양성균의 경우 세포벽을 구성하는 펩티도글리칸 (peptidoglycan)에, 그람음성균의 경우 외막에 분포하는 lipopolysaccharide에 주로 존재한다 (Beveridge *et al.*, 1997). 세포 주변 수용액 계의 pH가 증가하면 세포표면의 반응기들에 결합되어 있던 수소이온이 순차적으로 탈착되므로 (deprotonation; Eqs. 1-3), 세포벽은 낮은 pH에서는 전하를 띠지 않으나 pH가 증가하며 점차 음전하를 띠는 특징을 보이게 되며 결과적으로 다양한 용존 양이온을 효과적으로 흡착한다 (Beveridge and Murray, 1976, 1980; Beveridge and Koval, 1981; Beveridge *et al.*, 1982; Fein *et al.*, 1997; Daughney *et al.*, 1998).



이 때, R은 박테리아.

한편 양전하를 띠고 있는 아민기의 경우, 자연상태의 수용액 계에 흔히 용존되어 있는 규산이온 (SiO₄²⁻)과 먼저 결합한 후, 규산이온의 여분의 음전하에 의하여 기타 용존 양이온과 결합하는 것으로 관찰되었다 (Urrutia and Beveridge, 1993). 이러한 박테리아의 표면 특성은 독성 중금속을 고착시키는 흡착제로서 오염환경 복구에 이용될 수 있다 (Mullen *et al.*, 1989; Volesky, 1990). 박테리아 표면의 활성화된 반응기에 흡착된 양이온은 반응이 진행되며 점차 광물생성을 위한 핵으로 작용한다.

박테리아 표면 특성에 의하여 야기되는 광물생성은 크게 두 단계의 과정을 거친다 (Beveridge and Fyfe, 1985). 첫 단계는 위에서 언급한 바와 같이 전하를 띤 박테리아 표면의 반응기와 용존이온 간의 stoichiometric한 정전기적 결합이다. 이 과정은 박테리아의 대사작용과는 관련없이 오직 세포벽의 화학적 특성에 의하여 수동적으로 발생하며 따라서 죽은 박테리아라 하더라도 세포벽이 파괴되지 않았다면 동일한 과정에 의해 양이온을 흡착할 수 있다 (Volesky, 1990). 도리어 매우 활발한 대사작용을 하는 박테리아는 proton-motive force를 형성하기 위해 외부로 막대한 수소가

온을 배출하게 되며, 이들은 용존 양이온과 경쟁적으로 세포벽의 반응기와 결합하므로 결과적으로 광물생성을 저해하기도 한다 (Urrutia *et al.*, 1992).

두번째 단계는 결합장소가 양이온에 의하여 포화된 후 (계속적인 양이온의 공급이 있을 경우) 광물 침전을 위한 핵으로 작용, 박테리아 표면에 이차광물을 형성시키는 단계이다. 세포벽의 반응기와 착화합한 양이온은 계의 전체 자유에너지를 감소시키므로 양이온은 용액으로부터 형성된 핵으로 계속적으로 흡착된다 (Stumm, 1992). 초기에 비정질로 형성된 이차광물은 오랜 시간에 걸쳐 탈수과정을 거치며 상전이를 거쳐 결정도를 확보하게 된다. 형성된 이차광물은 용액 중으로 공급되는 용존 음이온의 종류-예를 들면, 황산이온, 인산이온, 탄산이온, 황이온, 규산이온 등-에 따라 그 종류가 결정된다 (Beveridge *et al.*, 1983).

이상의 과정은 무생물적인 표면착화합물 형성과정과 크게 다르지 않으므로, 기존의 지구화학적 표면착화합 모델을 사용하면 세포 표면에서 발생하는 금속 (양이온) 결합 및 침전 등을 정량화하는 것이 가능할 것으로 여겨진다. Fein *et al.* (1997)은 산·염기 적정을 통해 *Bacillus subtilis*의 세포 표면에 분포하는 중요한 반응기의 탈수소이온화 상수 (deprotonation constants: pK_a)를 각각 카르복실기 4.8, 인산기 6.9, 수산기 9.4로 구하였다. 또한 일부 금속과 이들 반응기 간의 안정상수를 제시함으로써 지구화학적 접근을 통해 박테리아-금속 간의 결합을 모델링할 수 있는 가능성을 보였다. Warren and Ferris (1998)는 박테리아 세포 표면에서 발생하는 양이온 흡착단계부터 이차광물 침전 단계까지의 일련의 과정에 연속성이 있음을 열역학적 평형 모델을 사용해 증명하였다.

한편, 박테리아의 능동적 대사작용의 산물들 역시 다양한 환경에서 이차광물 생성의 원인이 된다. 예를 들면, 박테리아는 화학적 반응성이 있는 다양한 효소, 시데로포어 (siderophores) 또는 메탈로싸이오닌 (metallothioneins) 등의 유기화합물을 생성함으로써 금속과 결합하거나 또는 금속반응의 촉매작용을 유도할 수 있다 (Blakemore, 1975; Wood, 1984; Macaskie and Dean, 1990). 유기화합물 뿐만 아니라 H₂S 또는 HPO₄²⁻ 등의 무기 리간드 (ligand)가 대사작용의 부산물로서 생성되기도 하며, 이들에 의해 형성된 인산염 또는 황화물들이 실험실 및 야외에서 관찰된 바 있다 (Ferris, 1989; Fortin *et al.*, 1994). 또한 박테리아 대사작용의 결과, 수용액 계의 물리화학적 요인-pH 및 산화환원전위-이 변화함으로써 광물침전을 유발하는 간

접적인 효과를 보이기도 한다 (Douglas and Beveridge, 1998; Lee and Beveridge, 2000).

AAS나 ICP 등을 이용한 기기분석시 결정되는 금속의 함량은 용존된 총합량을 나타내며 이것만으로는 수용액 내에서의 해당 금속의 존재상태-자유이온 상태 또는 리간드와 결합한 상태-를 파악할 수 없다. 만약 금속이온이 유기리간드와 강하게 결합한 상태로 수용액 내에 존재하는 경우, 계의 물리화학적 조건이 대폭 변화하지 않는다면, 자유이온 상태로 분리된 후 광물상으로 침전되기는 쉽지 않다. 그러나 박테리아가 성장에 필요한 탄소를 얻기 위하여 유기물질을 분해한다면 그 결합이 끊어져 금속이 이차광물로 침전되기가 용이해질 것이다.

Fortin *et al.* (1997)은 박테리아에 의한 광물형성과 관련하여, 수용액 계에서의 광물침전 반응에 박테리아가 단지 지구화학적으로 반응성있는 입자로서 작용하는 경우와 직접적으로 촉매작용을 하는 경우를 각각 '간접 침전'과 '직접 침전'으로 구분하였다. 전자의 경우, 광물침전은 박테리아의 표면에서 수동적으로 이루어지는데 반하여, 후자의 경우, 박테리아 대사작용은 용액의 화학조성에 큰 영향을 미치며 이때 형성된 이차 광물들은 박테리아의 내부나 표면 또는 외부에 형성되기도 한다 (Nealson, 1983; Silver, 1983).

지구상에 생명체가 처음 존재하기 시작한 이후부터 현재에 이르기까지 박테리아에 의한 광물침전이 계속적으로 이루어져 왔음을 고려하면 원소의 광역적 순환에 미치는 박테리아의 영향은 실로 막대하다고 할 수 있다. 대규모의 지질학적 증거로 보이는 호상 철광상 (Brown *et al.*, 1995)은 물론 탄산염 광물 침전에 의한 대규모 microbialite 형성 (Burne and Moore, 1987; Thompson and Ferris, 1990; Thompson *et al.*, 1997) 그리고 심지어는 규산염광물의 침전 (Urrutia and Beveridge, 1993; Lünsdorf *et al.*, 2000)에 이르기까지, 박테리아는 지구화학적 원소순환에 있어 지대한 영향을 미치는 것으로 생각된다.

이화적 금속환원 박테리아 (Dissimilatory metal reducing bacteria)

박테리아는 크게 두 가지의 기체를 통해 금속의 산화환원 상태를 변환시킨다. 첫째는 대사작용의 부산물로서 생성되는 무기·유기 환원제 또는 촉매가 금속의 산화 또는 환원을 간접적으로 촉진하는 경우이다. 둘

째는 성장에 필요한 에너지를 얻기 위하여 효소가 관여된 반응을 진행, 직접적으로 금속의 species를 변화시키는 경우이다. 이 중 현재 많은 지구미생물학자들의 관심의 대상이 되고 있는 이화적 금속환원 박테리아의 변환 효과는 후자에 속한다.

고에너지의 인산염 결합인 ATP (adenosine triphosphate)는 박테리아를 비롯한 모든 지구상 생명체에 필수적인 에너지원이다. 박테리아는 대사작용을 통하여 ATP를 합성하는 과정 중에 전자전달사슬 (electron transport chain)을 형성하는데, 이 때 전자공여체 (electron donor)와 전자수용체 (electron acceptor) 사이의 전자 구배가 필요하게 된다. 진핵세포의 대사과정에서는 매우 제한된 수의 유기분자-예를 들면, 포도당 (glucose)이나 초성포도산염 (pyruvate) 등-만을 에너지원으로, 오직 O_2 만을 전자수용체로 사용하는 데 반해, 박테리아를 비롯한 원핵생물 (prokaryotes)들은 이들 외에도 다양한 전자공여·수용체 쌍을 이용하므로써 성장에 필요한 에너지를 얻을 수 있다. 예를 들어, 유산소환경 하에서 생존하는 호기성 박테리아는 진핵생물과 마찬가지로 대부분의 경우 O_2 를 전자수용체로 사용하나, 무산소환경 하의 혐기성 박테리아는 O_2 대신에 NO_3^- , NO_2^- , S^0 , SO_4^{2-} , Fe^{3+} , Mn^{4+} 등의 여러 무기이온을 전자수용체로 이용하여 대사과정을 진행할 수 있다.

이러한 박테리아의 대사작용 결과, O, N, S, Fe 및 Mn 등은 그 분포나 speciation에 있어 다양한 전기화학적 변환을 겪는다. 박테리아에 의해 유발되는 원소의 전기화학적 변환에 관한 가장 전형적인 예를 제공하는 환경으로 토양 및 퇴적물을 들 수 있다. 토양 및 퇴적물은 심도에 따라 특징적인 화학적 경향을 보이는 경우가 많으며, 이러한 경향은 Table 1과 같이 각 심도에 따라 존재하는 박테리아의 활동 및 그에 따른 전기화학적 반응과 밀접한 관계가 있다 (Nealson and Stahl, 1997; Barnes and Nierzwicki-Bauer, 1997).

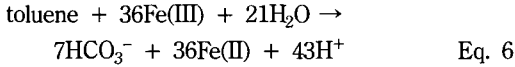
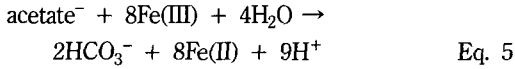
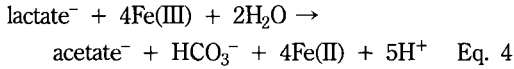
오랜 시간 동안 Fe 등 금속의 speciation은 무생물적인, 화학적 산화환원 반응에 의해 주로 조절되는 것으로 여겨져 왔다. 이는 자연환경에서 Fe(III)가 용존 상태로 존재하지 않고 화학적으로 매우 안정한 고체 산화물 상태로 존재하므로, 용해도가 높은 질소나 황에 비해 미생물이 이를 직접 전자수용체로 이용하기가 어렵다고 생각했기 때문이다. 그 후 고체화합물 상태로 존재하는 Fe(III)를 대사과정을 통해 환원시키는 박테리아 종이 다수 확인되며 이들이 자연계에서 Fe의 지구화학적 거동에 미치는 영향이 크다는 것이 인

Table 1. Typical example of electrochemical reactions caused by bacterial activities in soil and sediment. Order of processes shown in the table corresponds to depth profile (Summarized from Nealson and Stahl, 1997; Barnes and Nierzwicki-Bauer, 1997)

Processes	Representative bacteria	Remarks
Aerobic respiration	Aerobes	organic matter + O ₂ → CO ₂ + H ₂ O
Nitrification	<i>Nitrosomonas</i> spp., <i>Nitrospira</i> spp., <i>Nitrocystis</i> spp.	oxidation ammonia → nitrite
	<i>Nitrobacter</i> , <i>Nitrospina</i> , <i>Nitrococcus</i>	oxidation nitrite → nitrate
Denitrification	<i>Pseudomonas</i> , <i>Moraxella</i> , <i>Spirillum</i> , <i>Thiobacillus</i> , <i>Bacillus</i>	reduction nitrate → gaseous forms of nitrogen
Manganese oxidation	<i>Arthrobacter</i> spp., <i>Leptothrix</i> spp., <i>Hyphomicrobium</i> spp., <i>Oceanospirillum</i> , <i>Vibrio</i> , <i>Metallogenium</i>	oxidation Mn(II) → Mn(IV)
Iron oxidation	<i>Thiobacillus ferrooxidans</i> , <i>Leptospirillum ferrooxidans</i> , <i>Metallogenium</i> sp., <i>Gallionella</i>	oxidation Fe(II) → Fe(III)
Sulfur oxidation	Thiobacillaceae, <i>Thiobacillus denitrificans</i> , <i>Thermothrix thiopara</i> , purple bacteria (Chromatiaceae), green bacteria (Chlorobiaceae) Beggiatoaceae (hydrogen-sulfide oxidizer)	oxidation of reduced forms of sulfur
Manganese reduction	<i>Bacillus</i> spp., <i>Geobacter</i> sp., <i>Shewanella</i> , <i>Acinetobacter</i> sp.	reduction Mn(IV) → Mn(II)
Iron reduction	<i>Geobacter</i> sp., various sulfate-reducer, <i>Shewanella</i> sp., <i>Pseudomonas</i> sp.	reduction Fe(III) → Fe(II) heterotrophic ferric iron respiration
	<i>Bacillus</i> spp., <i>Pseudomonas</i> spp., <i>Vibrio</i> sp., <i>Clostridium</i> spp., <i>Bacteroides hypermegas</i> , <i>Desulfovibrio desulfuricans</i> , <i>Desulfotomaculum nigrificans</i>	reduction Fe(III) → Fe(II) ferric iron reduction accompanying fermentation
Sulfate reduction	<i>Desulfovibrio</i> , <i>Desulfomonas</i> , <i>Desulfotomaculum</i> , <i>Desulfobacterium</i>	reduction of sulfate

식되어지기 시작했다 (Lovley, 1987). 그러나 이들 박테리아는 Fe(III)의 환원을 통해서 성장을 유지할 수 있는 에너지를 생성할 수는 없는 것들이었다. 극히 최근에 들어 *Shewanella putrefaciens* 및 *Geobacter metallireducens* 등의 박테리아가 Fe 및 Mn 산화물을 전자수용체로 이용, 환원시킬 뿐만 아니라 그 과정을 통해 성장에 필요한 에너지를 얻는다는 것이 밝혀지

며 (DiChristina *et al.*, 1988; Lovley and Phillips, 1988; Myers and Nealson, 1988; Lovley *et al.*, 1989), 이들 이화적 금속환원 박테리아의 영향에 대한 관심이 매우 높아졌다. 이들은 혐기성환경에서 유기물질을 전자공여체로, 산화상태의 금속을 전자수용체로 하여 전자를 전달하며 이 때 합성하는 ATP를 성장에 이용한다 (예를 들면, Eqs. 4-6; Lovley, 1991, 1993a, b).



“이화적 (dissimilatory)”이란 용어는 이러한 형태의 금속환원을 호기성 박테리아가 금속을 환원하여 자신의 세포성분으로 동화 (assimilation)시키는 경우와 구별하기 위한 것으로서, 금속환원을 통하여 에너지를 얻는 경우에 부여한다.

이화적 철환원 박테리아 (DIRB: dissimilatory iron reducing bacteria)의 경우, 다양한 형태의 철화합물 중에 존재하는 Fe(III)를 환원시킬 수 있으며, 그 형태는 비정질 또는 약하게 결정화된 산화물부터 (Urrutia *et al.*, 1998) 침철석과 적철석 (Roden and Zachara, 1996; Zachara *et al.*, 1998), 심지어는 점토 내에 구조적으로 존재하는 Fe (Ernsten *et al.*, 1996)에 이른다.

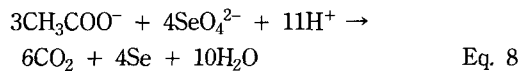
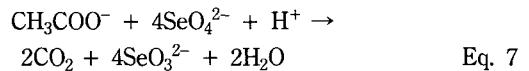
토양이나 퇴적물 내에 그 함유량이 높은 Fe 및 Mn을 제외하고 이화적 금속환원 박테리아에 의해 그 거동이 조절되는 원소로는 U, As, Se 및 Cr을 들 수 있다. Fe 및 Mn과 마찬가지로 이들의 species는 모두 산화환원전위 조건에 매우 민감하며 흡수량에 따라 발암, 기형 및 사망을 유발하는 유독성 원소인 특징을 보이고 있다. 또 하나의 특징은 이들 원소들은 모두 수용액 계에서 산소와 결합한 음이온 (oxyanion) 상태로 존재한다는 것이다. 따라서 오염된 지역에서 이들을 제거하려고 할 경우 Cd, Pb, Zn, Ni, Co 등의 비금속 (base metal)들과는 달리 (Mullen *et al.*, 1989; Volesky, 1990), 앞에서 언급한 박테리아의 세포 표면 특성을 이용한 흡착기제로는 효율적인 저감효과를 기대하기 어렵다. 이러한 경우, 이들 유독성 화합물의 speciation, 반응도, 독성 및 이동도 등을 조절할 수 있는 이화적 금속환원 박테리아를 이용하는 방안이 효과적일 것이다. 특히 이들 박테리아 대부분은 유기화합물을 에너지원으로 사용하므로 유독성 금속화합물과 독성 유기물질로 동시에 오염된 환경에 이들 박테리아를 적용할 경우, 오염물질을 저감시키거나 독성이 덜한 species로 변환, 또는 이동도가 매우 낮은 상태로 만드는 효과를 볼 수 있다.

U(VI)는 대부분의 자연 조건에서 용해도 및 이동도가 매우 높으나 이에 반해 환원상태인 U(IV)는 매우 낮은 용해도를 가지고 있다. 따라서 U(VI) 저감효과는

이를 U(IV)로 환원하는 기술의 효율성에 의존한다고 할 수 있다. Fe(III)를 전자수용체로 이용하는 박테리아 중 상당수는 U(VI)도 역시 환원할 수 있으며, 환원 결과 형성된 우라늄 침전물을 관찰한 결과, 이들 환원 박테리아가 일부 현재 발견되는 우라늄 광상의 성인에도 직접적으로 관련되었을 가능성이 높은 것으로 나타났다 (Lovley *et al.*, 1991; Lovley and Phillips, 1992).

As는 자연상태의 수용액에서 보통 arsenate (As(V)) 또는 arsenite (As(III))로 존재한다. 이들은 모두 독성이 강하나 특히 As(III)가 As(V)에 비해 약 200배나 더 독성이 강하고 (Williams and Silver, 1984) 이동도가 높다 (Gulens and Champ, 1979). 따라서 오염된 지역에서 As를 제거하려 할 경우 박테리아를 이용하여 As(III)를 As(V)로 산화시키는 경우가 더욱 효과적으로 적용될 수 있지만 (Williams and Silver, 1984), 최근 발견된 *Desulfotomaculum auripigmentum*은 혐기성조건 하에서 As(V)를 As(III)로 환원시킨 후 arsenic trisulfide (As₂S₃) 또는 옹황 (orpiment)으로 침전시키는 것으로 밝혀짐에 따라 (Newman *et al.*, 1997a, b), 오염된 환경의 복구에 그 이용가치가 있는 것으로 나타났다.

황(S)과 지구화학적 거동이 유사한 Se의 경우, 일반적으로 자연상태의 수용액에서 selenite (SeO₃²⁻, Se(IV))와 selenate (SeO₄²⁻, Se(VI))로 존재하며, Se의 제거는 박테리아를 이용하여 Se(VI)를 Se(IV) 또는 Se⁰으로 환원하는 반응에 의하여 수행될 수 있다 (예를 들면, Eq. 7, 8; Oremland *et al.*, 1989; Macy *et al.*, 1989).



Cr(VI)은 독성이 강할 뿐만 아니라 자연적인 pH 조건에서 토양성분에 강하게 흡착되지 않는데 반해, 환원상태인 Cr(III)은 용해도가 낮은 Cr(OH)₃ 같은 산화물 또는 수산화물을 쉽게 형성하므로, Cr의 화학적 제거 기술 역시 Cr(VI)의 환원반응에 의존한다. 다양한 박테리아가 Cr(VI)을 Cr(III)로 환원시키는 것으로 보고 되었으며, 이들을 이용하여 Cr(VI)로 오염된 지역을 복구하는 실험실 및 파일롯 규모의 실험도 다수 수행되어 좋은 결과를 얻은 바 있다 (예를 들면, Chirwa and Wang, 1997). 그간 보고된 이들 박테리아는 Fe(III), Mn(IV), U(VI) 및 selenate의 경우와는 달리

Cr(VI)을 환원시키는 과정 중에 성장에 필요한 에너지를 얻을 수는 없는 것으로 나타났으나, 최근에 Tebo and Obraztsova (1998)는 Cr(VI)을 전자수용체로 하여 성장할 수 있는 황환원 박테리아의 일종인 *Desulfotomaculum reducens* sp. nov. strain MI-1을 분리한 바 있다.

이상에서 살펴본 바와 같이 혐기성 금속환원 박테리아는 유기물을 산화시키는 동시에 금속을 전자수용체로 사용하며 기존의 용존금속은 물론 광물 구조 내에 포함되어 있던 금속을 환원시킴으로써 원소의 지구화학적 순환에 큰 영향을 미친다.

이러한 박테리아의 환원 특성은 생물권으로 배출되는 일부 유독성 원소의 처리 과정에 실제적으로 적용될 수 있으며, 특히 산화환원전위를 변환시키는 과정 중에 성장에 필요한 에너지를 얻는 이화적 금속환원 박테리아를 이용하면 환층 증대된 효과를 얻을 것이다.

박테리아에 의한 규산염 광물 용해 (biодissolution)

많은 실험실 및 야외 연구 결과, 박테리아가 지표환경에서의 물-암석 반응 중에 광물 용해 속도에 크게 영향을 미친다는 것이 밝혀졌다 (Hiebert and Bennett, 1992; Vandevivere et al., 1994; Welch and Vandevivere, 1994; Bennett et al., 1996; Ullman et al., 1996; Grantham et al., 1997). 광물을 구성하는 양이온들은 세포가 정상적으로 기능하기 위해 필수적인 무기영양소의 일부를 구성하며, 따라서 박테리아는 광물 용해를 증진시킴으로써 광물로부터 이들 양이온을 용출시켜 이용하기에 보다 편리한 형태로 만드는 것으로 추측된다. 이러한 사실은 실제 자연환경에서 발생하는 물-암석 반응을 정량적으로 모델링할 경우, 생물학적 영향을 고려해야만 보다 정확한 결과를 얻게 된다는 것을 의미한다. 또한 이는 공학적으로도 심각히 고려되어야 할 성질의 것으로서, 예를 들어 방사성폐기물 지중 처분장의 장기 안정성을 예측하는데 있어 미생물의 영향을 고려하지 않는다면, 누출된 핵종이 생물권으로 유입되는 시간을 과소평가할 위험이 있다. 즉 박테리아는 광물 용해를 촉진하여 처분장 주변 대수층 암석의 투수도를 증가시킬 것이나, 단지 화학적인 모델만으로는 이러한 증가 효과를 감안할 수 없기 때문이다.

박테리아는 규산염 광물의 용해에 있어 특히 아래와 같은 실질적인 연구 분야에 영향을 미친다 (Barker et al., 1997).

- ① 토양 형성과 식물 영양
- ② 건축구조물의 안정
- ③ 지하수 화학과 오염물의 이동
- ④ 방사성폐기물 지중 처분의 장기적 안정성
- ⑤ 지질학적 시간 범위에서 기후에 미치는 광물 풍화 효과

박테리아가 광물 용해 속도를 증가시키는 기제 중 가장 중요한 것으로는 대사작용 결과 분비되는 유기분자의 효과를 들 수 있다 (Duff et al., 1963; Vandevivere et al., 1994; Welch and Vandevivere, 1994; Ullman et al., 1996). 박테리아가 분비하는 유기분자는 주로 저분자량의 유기산과 extracellular polysaccharides (EPS)로 구성되어 있다. 유기산은 특히 수소이온에 의한 용해 증가효과 (proton-promoted dissolution)가 억제된 중성의 pH 조건 하에서 리간드에 의한 용해 증가효과 (ligand-promoted dissolution)를 통해 광물의 용해속도를 크게 증가시킨다 (Welch and Ullman, 1993). Bennett et al. (1996)은 유류로 오염된 지하수계에서 석영과 장석의 용해에 미치는 박테리아의 영향을 조사하였다. 관찰 결과, 박테리아는 특정 규산염광물에 각각 선택적으로 군집을 형성 (colonization)한 후, 대사작용을 통하여 유기산을 분비함으로써 광물의 용해를 촉진하였다. Vandevivere et al. (1994)은 중성의 pH 조건 하에서 바이토나이트 (bytownite)의 용해에 미치는 박테리아의 영향을 조사하였으며, 그 결과 유기산의 생성이 장석의 용해를 촉진하는 것을 관찰하였다. 그러나 이 실험에서는 시간에 따라 pH가 감소하였으며, 장석의 용해 증가는 유기산의 분비량 증가와 아울러 pH 감소 추세와도 비례하였으므로 어느 기제가 더욱 효과적으로 작용하였는지에 대한 것을 규명하지 못했다.

한편, EPS는 일반적으로 박테리아가 광물의 표면에 효과적으로 흡착하는 것을 돕기 위해 생성되며 (Pedros-Alio and Brock, 1983; Lewin, 1984; De Phillips and Vincenzini, 1988), 이는 광물 표면에 흡착하여 결정결합을 약화, 용해를 촉진하는 외에도 때로는 광물표면을 외부의 리간드와 접촉하지 못하도록 차단하여 용해를 지연시키기도 하는데, 이는 분비되는 EPS의 종류에 따라 결정된다 (Welch and Vandevivere, 1994).

유기산의 분비와는 별도로, 앞에서 언급했듯이, 박테리아는 대사작용을 통해 세포질로부터 외부로 수소이온을 배출한다 (proton-motive force). 결과적으로 유기산의 발생 또는 수소이온의 배출은 모두 물-암석반

용 계의 pH를 감소시키게 되므로 대부분의 경우 박테리아의 대사는 광물 용해 속도를 크게 증가시킨다.

박테리아에 의한 광물의 용해속도 증가를 정량적으로 모델링하기 위해서는 이 두 가지 기제 - 유기산과 pH - 에 의한 효과를 상호 분리하여 조사하여야 할 것이다. 유기산 발생과 pH 감소는 대사작용의 결과로서 동시에 관찰되므로 이 경우 어느 기제가 광물 용해를 더욱 촉진하였는지 확인하기가 어렵다. 따라서 용해속도에 영향을 미칠 수 있는 모든 효과를 가능한 분리하는 실험을 고안함으로써 각각의 영향을 정량화하는 것이 필요하다. 이러한 의도에서 시도된 Lee and Fein (미발표자료)의 실험은 pH의 영향을 완벽하게 차단한 상태에서 박테리아 대사작용의 산물이 석영의 용해속

도를 크게 증가시키고 있음을 나타낸다 (Fig. 1).

앞에서 언급했듯이, 중성의 pH 조건 하에서 박테리아의 표면은 음전하를 띠게 된다. 이러한 표면 특성은 박테리아의 대사작용과 관계없이 광물의 용해도를 촉진하는 효과를 보이게 된다. 즉, 용존되어 있는 양이온과 박테리아 표면의 반응기가 착화합물을 형성하면 용액 내의 해당 양이온의 활동도가 낮아지게 되며 결과적으로 광물의 용해도가 증가하게 된다. 이는 무생물적 반응에서 암석을 구성하는 양이온들이 용존 음이온과 착화합물을 형성하면 용액 내의 자유상태 양이온의 활동도를 감소시키며 결과적으로 광물용해 속도를 증가시키는 것과 동일한 효과이다. 금속-박테리아 결합의 안정상수가 대부분의 경우 알려져 있지 않았고, 이러한 효과를 다른 동시발생적인 효과, 예를 들면 pH 또는 박테리아 분비물에 의한 효과 등과 분리해서 관찰하는 것이 어려웠기 때문에, 그간 이러한 기제는 그리 많은 관심을 끌지 못하고 있었다. 그러나 두 종류의 *Bacillus* 종을 이용한 최근의 연구들은 이 상수들을 효과적으로 정량화함으로써 금속-박테리아 착화합의 정도를 정확하게 예측할 수 있는 가능성을 보였다 (Fein *et al.*, 1997; Daughney and Fein, 1998; Daughney *et al.*, 1998).

한편, 자연상태에서의 미생물 성장과정에 있어 발생하는 세포의 죽음은 세포 붕괴 (lysis)를 촉진하며, 그 결과 세포질에 존재하던 여러 유기산을 포함한 유기분자들을 외부로 유출시킬 것이다. Lee and Fein (2000)은 이러한 lysis의 산물들이 박테리아의 대사작용 결과 생성되는 분비물과 마찬가지로 깁사이트 (gibbsite)의 용해속도 및 용해도를 크게 증가시킨다는 것을 관찰하였다.

많은 연구성과에도 불구하고, 광물의 용해속도에 미치는 박테리아의 영향에 대해서는 아직 많은 부분이 밝혀지지 않은 상태이다. 예를 들어, 여러 다양한 조건들 - pH, 온도, 용액의 화학적 조성, 이온강도, 물 : 암석비, 그리고 박테리아의 종류와 개체수 등 - 에 의하여 용해 속도는 민감하게 영향을 받을 것이나, 아직 이에 대한 체계적이고 종합적인 연구는 수행된 바 없다. 또한 박테리아가 광물의 표면에 달라붙으면 세포 주변 근접부에 미세반응영역 (micro-reaction zone)을 형성하게 되며 (Bennett *et al.*, 1996), 이 영역 내에는 더욱 높은 유기산이 집적됨으로써 bulk solution에서 예측되는 용해속도와는 다른 효과를 보이게 된다. 따라서 각각의 광물표면에 박테리아가 고착하는 정도를 정량적으로 파악하는 것도 광물용해 속도의 모델링 과정에 있어 매우 중요한 변수가 될 것이다.

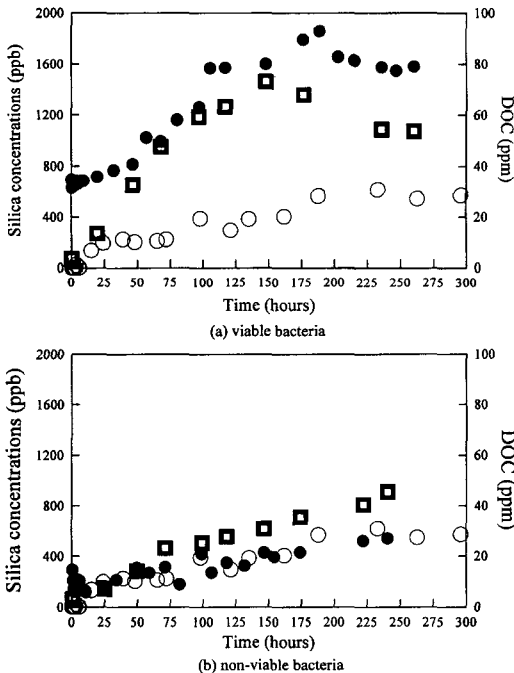


Fig. 1. Silica and dissolved organic carbon (DOC) concentrations as a function of time from quartz dissolution experiments with (a) viable or (b) non-viable *Bacillus subtilis*. We used Cs-source γ -irradiation to render the bacteria non-viable. Exposure of the bacteria to gamma radiation from a Cs source for 1.5 h at 35,000 rads/h is sufficient to kill over 90% of the cells, with minimal disturbance to the cell wall structure. DOC was measured to represent bacterial exudates. pH was maintained as 7.00 over whole dissolution period using a pH-stat apparatus which titrated the solution with acid or base. Viable bacteria significantly increased the rate of quartz dissolution, while non-viable bacteria showed no effect. \circ : silica in the control (without bacteria), \bullet : silica in the solution with bacteria, \square : DOC in the solution with bacteria

바이오필름 (Biofilm)

그 동안 대부분의 박테리아-금속 상호반응에 관한 실험은 모두 자유유영 (free-living; planktonic) 상태의 박테리아를 대상으로 한 것이었다. 연구자들은 풍부한 유기탄소 및 영양분을 공급한 상태에서 박테리아를 배양한 후, 용액 내에 부유하는 상태로 있는 (suspended) 박테리아를 대상으로 하여 실험을 하여 왔다. 그러나 영양분을 풍부히 구할 수 없는 실제적인 자연환경, 즉 토양, 호소 및 하천 퇴적물, 심부 지하 등에서 대부분의 박테리아는 고체표면 - 예를 들면, 광물 또는 토양 입자의 표면 - 을 피막하는 형태로 관찰된다. Watkins and Costerton (1984)은 자유유영 상태의 박테리아 하나에 대하여 1,000~10,000개의 박테리아가 고체 표면에 붙어있는 상태로 존재하는 것으로 추정하였다. 따라서 보다 현실적으로 박테리아의 영향을 규명하려면 이러한 바이오필름 상태의 박테리아가 지구화학적 과정에 미치는 효과를 조사하는 것이 필수적이므로 현재 많은 연구자들이 바이오필름에 관심을 기울이고 있다 (Brown *et al.*, 1994, 1998, 1999; Beveridge *et al.*, 1997; Douglas and Beveridge, 1998; Langley and Beveridge, 1999; Lee and Beveridge, 2000).

바이오필름이란 미생물과, 이들의 분비물로서 세포 주변을 둘러싸고 있는 점액질의 수화된 (hydrated) 세포외 중합체 (extracellular polymeric molecules: exopolymers)를 말하며, 대부분의 경우 exopolymers는 다당류로 이루어져 있다. 박테리아는 바이오필름을 형성하므로써 자유유영 상태에 비해 여러 이익을 얻을 수 있다. 즉, 열악한 외부환경 - 예를 들면, 부족한 영양분, 탈수, 화학적 독성물질, 원생생물에 의한 포식 등 - 으로부터 자신들을 보호하며 성장을 유지할 수 있다 (Costerton *et al.*, 1995; Korber *et al.*, 1995). 바이오필름은 물리·화학적으로 제거가 쉽지 않으며, 의학 또는 식품공학 분야에서는 병원균을 포함하는 바이오필름 제거에 관한 연구가 활발하게 이루어지고 있다.

같은 박테리아 종이라고 하더라도 바이오필름으로 존재할 경우의 생리학적 특성은 자유유영 상태로 있을 때와는 확연히 틀린 것으로 나타난다 (Costerton *et al.*, 1994). 예를 들어, 최근 연구결과에 의하면 바이오필름 상태의 *Pseudomonas aeruginosa*는 자유유영 상태의 것보다 단위 질량당 용존 금속 농집량이 더 높은 것으로 밝혀졌다 (Langley and Beveridge, 1999).

바이오필름의 가장 큰 특징 중 하나는 필름 내에 pH, 산화환원전위, 용존산소 등의 내부구배를 형성한

다는 것이다 (Costerton *et al.*, 1994; Vroom *et al.*, 1999). 이러한 내부구배는 바이오필름 내에 외부환경과는 다른 소위 미소환경 (microenvironment)을 형성하게 되는데, 바이오필름 내에는 종종 무산소환경이 조성되며 또한 낮은 투수율로 인해 용존 금속이온이 바이오필름 내에서 이동하는 속도는 감소되게 마련이다. 이러한 특징은 바이오필름 내에 존재하는 금속의 species를 조절하여, 불과 수 μm 의 사이를 두고 다른 산화환원전위를 보이는 광물들 - 예를 들어, 능철석과 적철석 - 이 침전하기도 한다 (Brown *et al.*, 1994).

지구화학적 과정에 미치는 바이오필름의 영향을 조사할 경우, 바이오필름과 접하고 있는 bulk solution의 화학적 특징을 연구하는 경우도 있으나 (Lee and Beveridge, 2000), 대부분의 경우 현미경을 이용한 미세관찰이 반드시 수반된다 (Brown *et al.*, 1998). 주로 이용되는 현미경으로는 일반적인 광학현미경, 주사전자현미경 (SEM), 투과전자현미경 (TEM) 외에도, 수직 단면방향으로 바이오필름을 관찰할 수 있는 scanning confocal laser microscopy (SCLM), 현미경 관찰용 시료의 제작과정 중 발생하는 변형을 막고 수화된 자연상태의 관찰이 가능한 atomic force microscopy (AFM) 등을 들 수 있다. 이외에도 일반적인 전자현미경에 energy dispersive X-ray spectroscopy (EDS) 또는 electron energy loss spectroscopy (EELS) 등을 장착하여 바이오필름 내 또는 주변에 농집된 금속을 확인하고, selected area electron diffractometer (SAED)나 Mössbauer spectroscopy 등을 이용하여 금속의 결정도 및 species를 확인하기도 한다.

지구미생물학에서도 바이오필름 관련 연구는 상당히 최근에 시작된 것으로 볼 수 있다. 그러나, 앞서도 언급했듯이, 박테리아는 자연상태에서 주로 바이오필름 상태로 존재하므로 이들이 원소의 지구화학적 순환에 미치는 영향을 규명하는 것은 지구미생물학 분야에서도 향후 큰 주제로 부상할 것으로 예상되는 바이다.

결 론

지질학적 시간단위로 진행되어 온 박테리아의 지구 화학 조절은 우리가 현재까지 파악하고 있는 지식의 범위를 넘어서는 것으로 생각한다. 더구나 그간의 미생물 관련 기술의 발달에도 불구하고 토양미생물의 99.9%는 아직 분리하여 배양할 수 없는 (unculturable), 즉 확인되지 않은 것임을 감안할 때 (Amann *et al.*, 1996), 이들에 의해 조절되는 지구화학적 과정

은 예상 외로 막대한 규모의 것일 수도 있다.

비록 여러 가설이 존재하기는 하나 박테리아의 풍화 촉진은 현재에도 단순한 물리·화학적 풍화속도에 비해 2~3배 높은 효과를 유발하는 것으로 믿어진다 (Schwartzman and Volk, 1989). 또한 자연상태에서 관찰되고 있는 박테리아에 의한 이차광물 침전은, iron-formations 또는 ironstones (Gross, 1996) 같이 화학적 침전에 의한 대규모의 층상 철광상의 형성이 현재에도 진행 중임을 암시한다. 지구적 규모의 미량원소 순환고리 중 무생물적 기체들로는 설명할 수 없었던 부분은 대사작용을 통한 박테리아의 능동적인 산화환원전위 조절을 감안하면 규명될 가능성이 크다. 향후 원소의 지구화학적 순환을 파악하는데 있어 박테리아의 영향을 이해하는 것은 필수적이라고 할 수 있다.

현재 국제적으로 당면 과제가 되어 있는 환경오염 복구 분야에도 지구미생물학의 이론을 배경으로 한 오염처리 기법이 적용될 수 있으며 특히 이를 기존의 물리적, 화학적 처리기술과 혼용한다면 더욱 그 효율성을 높일 수 있을 것이다. 예를 들어, 양이온 상태로 용존되어 있는 중금속은 박테리아 세포 표면의 특성을 이용하여 흡착시키고, oxyanion처럼 음이온 상태로 존재하는 독성원소는 금속환원 박테리아를 이용하여 독성 또는 이동도를 저감할 수 있다. 이러한 박테리아를 고정 표면에 흡착된 바이오피름 상태로 배양한다면 반응조를 제작할 필요없이 이들 독성원소들이 생물권으로 유입되는 것을 방지할 수 있다. 특정 유독성원소로 심하게 오염된 국내의 지역에서 그 원소의 독성을 대폭 감소시킬 수 있는 토착 금속환원 박테리아가 새로이 분리 (isolation)되어 오염환경의 복구에 긴요하게 쓰일 수도 있다.

최근 유전공학의 발달에 힘입어 독성원소를 더욱 효율적으로 제거하는 특정 유전자를 공학적으로 주입시킨 미생물 (GEM: genetically engineered microorganisms)을 오염환경 복구에 이용하는 연구도 활발하게 수행되고 있다 (예를 들어, Pazirandeh *et al.*, 1998). 이들을 실제로 자연환경에 도입하였을 경우에 새로운 환경에의 적응 또는 다른 토착종들과의 경쟁 등에서 충분히 생존할 수 있는지의 여부가 확인된다면, 이러한 신기술은 환경오염 복구 전략에 새로운 전기를 마련하게 될 것이다.

지구미생물학은 시가상 이제 초기에 있는 분야라고 해도 과언이 아니지만 기존의 지구화학 연구에 미치는 파급효과는 매우 크다. 역량있는 국내의 지구화학자들이 지구미생물학적 관점을 도입함으로써 연구의 범위

를 확장하는 것이 시급하다.

사 사

이종운은 한국과학재단의 재정 지원으로 미국 University of Notre Dame에서 1년간 박사후 연수과정을 수행하는 동안 자료의 일부를 취득했으며 이에 감사드린다. 이 논문의 초고를 읽고 유익한 조언을 해주신 경북대 이성주 교수와 고려대 윤성택 교수께 감사드린다.

참고문헌

- 박천영, 정연중, 이인화 (1997) 철박테리아 *Thiobacillus ferrooxidans*에 의한 황철석의 산화작용에 관한 연구. 한국지구과학회지, 18권, 4호, p. 321-331.
- Amann, R., Snaidr, J. and Wagner, M. (1996) In situ visualization of high genetic diversity in a natural microbial community. *J. Bacteriol.*, v. 178, p. 3496-3500.
- Barker, W.W., Welch, S.A. and Banfield, J.F. (1997) Biogeochemical weathering of silicate minerals. In: Banfield, J.F. and Nealson, K.H. (eds), *Geomicrobiology: interactions between microbes and minerals*. Mineralogical Society of America, Washington, D.C., p. 391-428.
- Barns, S.M. and Nierzwicki-Bauer, S. (1997) Microbial diversity in ocean, surface and subsurface environments. In: Banfield, J.F. and Nealson, K.H. (eds), *Geomicrobiology: interactions between microbes and minerals*. Mineralogical Society of America, Washington, D.C., p. 35-80.
- Bennett, P.C., Hiebert, F.K. and Choi, W.J. (1996) Microbial colonization and weathering of silicates in a petroleum-contaminated groundwater. *Chem. Geol.*, v. 132, p. 45-53.
- Beveridge, T.J. (1981) Ultrastructure, chemistry and function of the bacterial wall. *Int. Rev. Cytol.*, v. 72, p. 229-317.
- Beveridge, T.J. and Murray, R.G.E. (1976) Uptake and retention of metals by cell walls of *Bacillus subtilis*. *J. Bacteriol.*, v. 127, p. 1502-1518.
- Beveridge, T.J. and Murray, R.G.E. (1980) Sites of metal deposition in the cell wall of *Bacillus subtilis*. *J. Bacteriol.*, v. 141, p. 876-887.
- Beveridge, T.J. and Koval, S.F. (1981) Binding of metals to cell envelopes of *Escherichia coli* K-12. *Appl. Environ. Microbiol.*, v. 42, p. 325-335.
- Beveridge, T.J., Forsberg, C.W. and Doyle, R.J. (1982) Major sites of metal binding in *Bacillus licheniformis*. *J. Bacteriol.*, v. 150, p. 1438-1448.
- Beveridge, T.J., Meloche, J.D., Fyfe, W.S. and Murray, R.G. (1983) Diagenesis of metals chemically complexed to bacteria: laboratory formation of metal phosphates, sulfides and organic condensates in artificial sediments. *Appl. Environ. Microbiol.*, v. 45, p. 1094-1108.
- Beveridge, T.J. and Fyfe, W.S. (1985) Metal fixation by

- bacterial cell walls. *Can. J. Earth Sci.*, v. 22, p. 1893-1898.
- Beveridge, T.J., Makin, S.A., Kadurugamuwa, J.L. and Li, Z. (1997) Interactions between biofilms and the environment. *FEMS Microbiol. Rev.*, v. 20, p. 291-303.
- Blakemore, R. (1975) Magnetotactic bacteria. *Science*, v. 190, p. 377-379.
- Brown, D.A., Kamineni, D.C., Sawicki, J.A. and Beveridge, T.J. (1994) Minerals associated with biofilms occurring on exposed rock in a granitic Underground Research Laboratory. *Appl. Environ. Microbiol.*, v. 60, p. 3182-3191.
- Brown, D.A., Gross, G.A. and Sawicki, J.A. (1995) A review of the microbial geochemistry of banded iron formations. *Can. Mineral.*, v. 33, p. 1321-1333.
- Brown, D.A., Beveridge, T.J., Keevil, C.W. and Sherriff, B.L. (1998) Evaluation of microscopic techniques to observe iron precipitation in a natural microbial biofilm. *FEMS Microbiol. Ecol.*, v. 26, p. 297-310.
- Brown, D.A., Sherriff, B.L., Sawicki, J.A. and Sparling, R. (1999) Precipitation of iron minerals by a natural microbial consortium. *Geochim. Cosmochim. Acta*, v. 63, p. 2163-2169.
- Burne, R.V. and Moore, L.S. (1987) Microbialites: organosedimentary deposits of benthic microbial communities. *Palaios*, v. 2, p. 241-254.
- Chirwa, E.M.N. and Wang, Y.T. (1997) Hexavalent chromium reduction by *Bacillus* sp. in a packed bed bioreactor. *Environ. Sci. Technol.*, v. 31, p. 1446-1451.
- Costerton, J.W., Lewandowski, Z., DeBeer, D., Caldwell, D., Korber, D. and James, G. (1994) Biofilms, the customized microniche. *J. Bacteriol.*, v. 176, p. 2137-2142.
- Costerton, J.W., Lewandowski, Z., Caldwell, D.E., Korber, D.R. and Lappin-Scott, H. (1995) Microbial biofilms. *Annu. Rev. Microbiol.*, v. 49, p. 711-745.
- Daughney, C.J. and Fein, J.B. (1998) The effect of ionic strength on the adsorption of H^+ , Cd^{2+} , Pb^{2+} , and Cu^{2+} by *Bacillus subtilis* and *Bacillus licheniformis*: a surface complexation model. *J. Colloid Interface Sci.*, v. 198, p. 53-77.
- Daughney, C.J., Fein, J.B. and Yee, N. (1998) A comparison of the thermodynamics of metal adsorption onto two common bacteria. *Chem. Geol.*, v. 144, p. 161-176.
- De Phillips, R. and Vincenzini, M. (1998) Extracellular polysaccharides from cyanobacteria and their possible applications. *FEMS Microbiol. Rev.*, v. 22, p. 151-175.
- DiChristina, T.J., Arnold, R.G., Lidstrom, M.E. and Hoffmann, M.R. (1988) Dissimilatory Fe(III) reduction by the marine eubacterium *Alteromonas putrefaciens* 200. *Water Sci. Technol.*, v. 20, p. 69-79.
- Douglas, S. and Beveridge, T.J. (1998) Mineral formation by bacteria in natural microbial communities. *FEMS Microbiol. Ecol.*, v. 26, p. 79-88.
- Duff, R.B., Webley, D.M. and Scott, R.D. (1963) Solubilization of minerals and related materials by 2-ketogluconic acid-producing bacteria. *Soil Science*, v. 95, p. 105-114.
- Ehrlich, H.L. (1990) *Geomicrobiology*. 2nd (ed.), Marcel Dekker, New York, 646p.
- Ernsten, V., Gates, W.P. and Stucki, J.W. (1996) Microbial reduction of structural iron in clays - a renewable source of reduction capacity. *J. Environ. Qual.*, v. 27, p. 761-766.
- Fein, J.B., Daughney, C.J., Yee, N. and Davis, T. (1997) A chemical equilibrium model for metal adsorption onto bacterial surfaces. *Geochim. Cosmochim. Acta*, v. 61, p. 3319-3328.
- Ferris, F.G. (1989) Metallic ion interactions with the outer membrane of gram-negative bacteria. In: Beveridge, T.J. and Doyle, R.J. (eds), *Metal ions and bacteria*. John Wiley and Sons, New York, p. 295-324.
- Fortin, D., Southam, G. and Beveridge, T.J. (1994) Nickel sulfide, iron-nickel sulfide and iron sulfide precipitation by a newly isolated *Desulfotomaculum* species and its relation to nickel resistance. *FEMS Microbiol. Ecol.*, v. 14, p. 121-132.
- Fortin, D., Ferris, F.G., and Beveridge, T.J. (1997) Surface-mediated mineral development by bacteria. In: Banfield, J.F. and Nealson, K.H. (eds), *Geomicrobiology: interactions between microbes and minerals*. Mineralogical Society of America, Washington, D.C., p. 161-180.
- Grantham, M.C., Dove, P.M. and DiChristina, T.J. (1997) Microbially catalyzed dissolution of iron and aluminum oxyhydroxide mineral surface coatings. *Geochim. Cosmochim. Acta*, v. 61, p. 4467-4477.
- Gross, G.A. (1996) Stratiform iron. In: Eckstrand, O.R., Sinclair, W.D. and Thorp, R.I. (eds), *Geology of Canadian mineral deposits*, v. 8. Geological Survey of Canada, p. 41-54.
- Gulens, J. and Champ, D.R. (1979) Influence of redox environments on the mobility of arsenic in groundwater. In: Jenne, E.A. (ed), *Chemical modeling in aqueous systems*. American Chemical Society, Washington, D.C., p. 81-95.
- Hiebert, F.K. and Bennett, P.C. (1992) Microbial control of silicate weathering in organic-rich groundwater. *Science*, v. 258, p. 278-281.
- Korber, D.R., Lawrence, J.R., Lappin-Scott, H.M. and Costerton, J.W. (1995) Growth of microorganisms on surfaces. In: H.M. Lappin-Scott and J.W. Costerton (eds), *Microbial biofilms*. Cambridge University Press, pp. 15-45.
- Langley, S. and Beveridge, T.J. (1999) Metal binding by *Pseudomonas aeruginosa* PAO1 is influenced by growth of the cells as a biofilm. *Can. J. Microbiol.*, v. 45, p. 616-622.
- Lee, J.-U. and Fein, J.B. (2000) Experimental study of the effects of *Bacillus subtilis* on gibbsite dissolution rates under near-neutral pH and nutrient-poor conditions. *Chem. Geol.*, v. 166, p. 193-202.
- Lee, J.-U. and Beveridge, T.J. (2000) Interaction between iron and *Pseudomonas aeruginosa* biofilms attached to sepharose surfaces. *Chem. Geol.*, (submitted).
- Lewin, R. (1984) Microbial adhesion is a sticky problem. *Science*, v. 224, p. 375-377.
- Lovley, D.R. (1987) Organic matter mineralization with the reduction of ferric iron: a review. *Geomicrobiol. J.*, v. 5, p. 375-399.
- Lovley, D.R. (1991) Dissimilatory Fe(III) and Mn(IV) reduction. *Microbiol. Rev.*, v. 55, p. 259-287.
- Lovley, D.R. (1993a) Dissimilatory metal reduction.

- Annu. Rev. Microbiol., v. 47, p. 263-290.
- Lovley, D.R. (1993b) Anaerobes into heavy metal: dissimilatory metal reduction in anoxic environments. Trends Ecol. and Evolution, v. 8, p. 213-217.
- Lovley, D.R. and Phillips, E.J.P. (1988) Novel mode of microbial energy metabolism: organic carbon oxidation coupled to dissimilatory reduction of iron or manganese. Appl. Environ. Microbiol., v. 54, p. 1472-1480.
- Lovley, D.R., Baedeker, M.J., Lonergan, D.J., Cozzarelli, I.M., Phillips, E.J.P. and Siegel, D.I. (1989) Oxidation of aromatic contaminants coupled to microbial iron reduction. Nature, v. 339, p. 297-299.
- Lovley, D.R., Phillips, E.J.P., Gorby, Y.A. and Landa, E.R. (1991) Microbial reduction of uranium. Nature, v. 350, p. 413-416.
- Lovley, D.R. and Phillips, E.J.P. (1992) Bioremediation of uranium contamination with enzymatic uranium reduction. Environ. Sci. Technol., v. 26, p. 2228-2234.
- Lünsdorf, H., Erb, R.W., Abraham, W.-R. and Timmis, K.N. (2000) 'Clay hutchies': a novel interaction between bacteria and clay minerals. Environ. Microbiol., v. 2, p. 161-168.
- Macaskie, L.E. and Dean, A.C.R. (1990) Metal-sequestering biochemicals. In: Volesky, B. (ed), Biosorption of heavy metals. CRC Press, Boca Raton, FL, p. 199-249.
- Macy, J.M., Michel, T.A. and Kirsch, D.G. (1989) Selenate reduction by a *Pseudomonas* species: a new mode of anaerobic respiration. FEMS Microbiol. Lett., v. 61, p. 195-198.
- Mullen, M.D., Wolf, D.C., Ferris, F.G., Beveridge, T.J., Flemming, C.A. and Bailey, G.W. (1989) Bacterial sorption of heavy metals. Appl. Environ. Microbiol., v. 55, p. 3143-3149.
- Myers, C.R. and Nealson, K.H. (1988) Bacterial manganese reduction and growth with manganese oxide as the sole electron acceptor. Science, v. 240, p. 1319-1321.
- Nealson, K.H. (1983) Microbial oxidation and reduction of manganese and iron. In: Westbroek, P. and de Jong, W. (eds.), Biomineralization and biological metal accumulation, D. Reidel Publishing Company, p. 459-479.
- Nealson, K.H. and Stahl, D.A. (1997) Microorganisms and biogeochemical cycles: what can we learn from layered microbial communities? In: Banfield, J.F. and Nealson, K.H. (eds), Geomicrobiology: interactions between microbes and minerals. Mineralogical Society of America, Washington, D.C., p. 5-34.
- Newman, D.K., Beveridge, T.J. and Morel, F.M.M. (1997a) Precipitation of arsenic trisulfide by *Desulfotomaculum auripigmentum*. Appl. Environ. Microbiol., v. 63, p. 2022-2028.
- Newman, D.K., Kennedy, E.K., Coates, J.D., Ahmann, D., Ellis, D.J., Lovley, D.R. and Morel, F.M.M. (1997b) Dissimilatory arsenate and sulfate reduction in *Desulfotomaculum auripigmentum*. Arch. Microbiol., v. 168, p. 380-388.
- Oremland, R.S., Hollibaugh, J.T., Maest, A.S., Presser, T.S., Miller, L.G. and Culbertson, C.W. (1989) Selenate reduction to elemental selenium by anaerobic bacteria in sediments and culture: biogeochemical significance of a novel, sulfate-independent respiration. Appl. Environ. Microbiol., v. 55, p. 2333-2343.
- Pazirandeh, M., Wells, B.M. and Ryan, R.L. (1998) Development of bacterium-based heavy metal biosorbents: enhanced uptake of cadmium and mercury by *Escherichia coli* expressing a metal binding motif. Appl. Environ. Microbiol., v. 64, p. 4068-4072.
- Pedros-Alio, C. and Brock, T.D. (1983) The importance of attachment to particles for planktonic bacteria. Arch. Hydrobiol., v. 98, p. 354-379.
- Roden, E.E. and Zachara, J.M. (1996) Microbial reduction of crystalline Fe(III) oxides: influence of oxide surface area and potential for cell growth. Environ. Sci. Technol., v. 30, p. 1618-1628.
- Schwartzman, D.W. and Volk, T. (1989) Biotic enhancement of weathering and the habitability of Earth. Nature, v. 340, p. 457-9.
- Silver, S. (1983) Bacterial interactions with mineral cations and anions: good ions and bad. In: Westbroek, P. and de Jong, W. (eds.), Biomineralization and biological metal accumulation, D. Reidel Publishing Company, p. 439-457.
- Stumm, W. (1992) Chemistry of the solid-water interface. John Wiley and Sons, New York.
- Tebo, B.M. and Obraztsova, A.Y. (1998) Sulfate-reducing bacterium grows with Cr(VI), U(VI), Mn(IV), and Fe(III) as electron acceptors. FEMS Microbiol. Lett., v. 162, p. 193-198.
- Thompson, J.B. and Ferris, F.G. (1990) Cyanobacterial precipitation of gypsum, calcite, and magnesite from natural alkaline lake water. Geology, v. 18, p. 995-998.
- Thompson, J.B., Schultze-Lam, S., Beveridge, T.J. and Des Marais, D.J. (1997) Whiting events: biogenic origin due to the photosynthetic activity of cyanobacterial picoplankton. Limnol. Oceanogr., v. 42, p. 133-141.
- Ullman, W.J., Kirchman, D.L., Welch, S.A. and Vandevivere, P. (1996) Laboratory evidence for microbially mediated silicate mineral dissolution in nature. Chem. Geol., v. 132, p. 11-17.
- Urrutia, M.M., Kemper, M., Doyle, R. and Beveridge, T.J. (1992) The membrane-induced proton motive force influences that metal binding ability of *Bacillus subtilis* cell walls. Appl. Environ. Microbiol., v. 58, p. 3837-3844.
- Urrutia, M.M. and Beveridge, T.J. (1993) Mechanism of silicate binding to the bacterial cell wall in *Bacillus subtilis*. J. Bacteriol., v. 175, p. 1936-1945.
- Urrutia, M.M., Roden, E.E., Fredrickson, J.K. and Zachara, J.M. (1998) Microbial and surface chemistry controls on reduction of synthetic Fe(III) oxide minerals by the dissimilatory iron-reducing bacterium *Shewanella alga*. Geomicrobiol. J., v. 15, p. 269-291.
- Vandevivere, P., Welch, S.A., Ullman, W.J. and Kirchman, D.L. (1994) Enhanced dissolution of silicate minerals by bacteria at near-neutral pH. Microb. Ecol., v. 27, p. 241-251.
- Volesky, B. (1990) Removal and recovery of heavy metals by biosorption. In: Volesky, B. (ed), Biosorption of heavy metals. CRC Press, Boca Raton, FL, p. 7-45.
- Vroom, J.M., De Grauw, K.J., Gerritsen, H.C., Bradshaw, D.J., Marsh, P.D., Watson, G.K., Birmingham, J.J. and Allison, C. (1999) Depth penetration and detection of pH

- gradients in biofilms by two-photon excitation microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.*, v, 65, p. 3502-3511.
- Warren, L.A. and Ferris, F.G. (1998) Continuum between sorption and precipitation of Fe(III) on microbial surfaces. *Environ. Sci. Technol.*, v. 32, p. 2331-2337.
- Watkins, L. and Costerton, J.W. (1984) Growth and biocide resistance of bacterial biofilms in industrial systems. *Chemical Times and Trends*, October, p. 35-40.
- Welch, S.A. and Ullman, W.J. (1993) The effect of organic acids on plagioclase dissolution rates and stoichiometry. *Geochim. Cosmochim. Acta*, v. 57, p. 2725-2736.
- Welch, S.A. and Vandevivere, P. (1994) Effect of microbial and other naturally occurring polymers on mineral dissolution. *Geomicrobiol. J.*, v. 12, p. 227-238.
- Williams, J.W. and Silver, S. (1984) Bacterial resistance and detoxification of heavy metals. *Enz. Microb. Technol.*, v. 6, p. 530-537.
- Wood, J.M. (1984) Evolutionary aspects of metal ion transport through cell membranes. In: Sigel, H. (ed), *Metal ions in biological systems*. Marcel Dekker, New York, p. 223-237.
- Zachara, J.M., Fredrickson, J.K., Li, S.M., Kennedy, D.W., Smith, S.C. and Gassman, P.L. (1998) Bacterial reduction of crystalline Fe³⁺ oxides in single phase suspensions and subsurface materials. *Amer. Mineral.* v. 83, p. 1426-1443.

2000년 7월 11일 원고접수, 2000년 9월 29일 게재승인.