

细菌的核酮糖单磷酸途径与甲醛同化作用

宋中邦, 陈丽梅*, 李昆志, 潘正波

(昆明理工大学生物工程技术研究中心 昆明 650224)

摘 要 核酮糖单磷酸途径最初在甲基营养菌中发现, 现在被认为是细菌中广泛存在的和甲醛同化作用及脱毒相关的一条途径, 该途径的关键酶是 6-磷酸己酮糖合成酶和 6-磷酸己酮糖异构酶。文章将介绍来源于各种细菌的核酮糖单磷酸途径的生理作用及其两个关键酶基因的组织结构、表达调控机制与应用前景。

关键词: 甲基营养菌, 核酮糖单磷酸途径, 甲醛同化作用

中图分类号: Q935 文献标识码: A 文章编号: 1001-6209(2007)01-0168-05

甲醛(HCHO)是一种非常活泼的化合物, 因为能与蛋白质、核酸和脂类产生非特异性的反应^[1], 因此对所有的生物来说都有很高的毒性^[2]。但在生物体中通过各种脱甲基化反应, 也会产生低浓度的甲醛, 所以几乎所有的生物对甲醛都有各自的解毒机制^[3]。甲基营养菌是一类能利用 CO₂ 的各种还原态化合物如甲烷、甲醇、甲胺(C1 化合物)作为碳源和能源生长的微生物^[4]。在甲基营养型细菌中同时存在着甲醛同化作用途径和异化作用途径, 这两种途径发挥作用都有利于甲醛的脱毒^[5]。甲基营养菌的甲醛同化作用通过核酮糖单磷酸途径(Ribulose monophosphate pathway, RuMP)完成, 在 RuMP 途径中, 甲醛同化作用的关键酶是 6-磷酸己酮糖合成酶(3-hexulose 6-phosphate synthase, HPS)和 6-磷酸己酮糖异构酶(6-phospho-3-hexuloisomerase, PHI)^[6], 目前已从多种甲基营养型细菌中克隆到 HPS 和 PHI 基因^[6-9]。最近的研究表明甲醛同化作用途径在细菌中广泛存在, 在许多非甲基营养型细菌中也发现了 HPS 和 PHI 的同源基因^[10-13]。甲醛在自然界中广泛存在, 主要通过含有甲基或甲氧基团的化合物如木质素和果胶的降解过程产生^[11]。此外, 甲醛还是工业生产中用于制造树脂、胶粘剂、油漆、塑料、人造纤维的主要原料。随着经济的发展和人民生活水平的提高, 各种含有甲醛的原料制成的建筑装饰材料已走入家庭, 使甲醛成为一种无处不在的空气污染气体^[14], 引起家庭装修综合症^[15]。对细菌甲醛同化作用途径的了解和研究将为利用生物治理方法清除空气中污染的甲醛提供新思路 and 启示, 本文将对来源于各种细菌的 RuMP 途径的生理作用及其 HPS 和 PHI 基因的组织结构、表达调控机制与应用前景作简单的综述。

1 RuMP 途径的构成及生理作用

1.1 RuMP 途径的构成

甲基营养型细菌同化甲醛的途径有 3 种: RuMP 途径、丝氨酸途径、核酮糖二磷酸途径^[16]。RuMP 途径作为高效捕捉游离甲醛的一个系统, 在甲醛浓度极低的情况下还能发挥作用^[17]。RuMP 途径被分为 3 个阶段(图 1), 第一阶段是同化作用, 包括两个 RuMP 途径独特的反应: 甲醛和 5-磷酸核酮糖(Ribulose 5-P, Ru5P)缩合产生 6-磷酸己酮糖(Hexulose 6-P, Hu6P)及 Hu6P 的异构化, 产生 6-磷酸果糖(Fructose 6-P, F6P), 这两个反应分别被 HPS 和 PHI 催化。第二阶段是 F6P 断裂形成 3-磷酸甘油醛(Glyceraldehyde 3-P, GAP)和磷酸二羟丙酮(Dihydroxyacetone phosphate, DHAP), DHAP 随后进入合成细胞结构成分的中心途径, 而 GAP 则进入甲醛同化作用的第三阶段, 即再生甲醛同化作用的受体 Ru5P 的重排反应。在转酮醇酶催化下 GAP 和 F6P 反应生成 5-磷酸木酮糖(Xylulose 5-P, Xu5P)和 4-磷酸赤藓糖(Erythrose 4-P, E4P), E4P 在转醛醇酶催化下和另一个 F6P 反应生成 7-磷酸景天庚酮糖(Septulose 7-P, S7P)和 GAP, S7P 和 GAP 通过醛缩酶的催化作用生成 Xu5P 和 5-磷酸核糖(Ribose 5-P, Ri5P), Xu5P 和 Ri5P 分别在磷酸核酮糖 3-差向异构酶和 5-磷酸核糖异构酶的催化作用下再生 Ru5P^[4]。由于 RuMP 途径的所有反应均是放能的, 所以它同化甲醛的效率比丝氨酸途径或核酮糖二磷酸途径高得多^[16]。

1.2 RuMP 途径的生理作用

1.2.1 甲基营养菌 RuMP 途径的生理作用: C1 化合物是专性甲基营养菌生长的唯一碳源, 它们不能利用其它的含碳化合物为碳源, 因此这类细菌中存在的 RuMP 途径是一碳化合

基金项目: 国家自然科学基金(30670163), 教育部回国留学人员科研启动基金(2005-55), 云南省中青年学术与技术带头人培养费和昆明理工大学人才培养费联合资助

* 通讯作者。Tel: 86-871-3801018-202; Fax: 86-871-3801018-282; E-mail: chenlimeikm@yahoo.com.cn

作者简介: 宋中邦(1982-)男, 安徽肥东人, 硕士研究生, 研究方向为植物代谢途径基因工程。E-mail: zbsoon@yahoo.com.cn

收稿日期: 2006-06-13; 接受日期: 2006-08-15; 修回日期: 2006-09-13

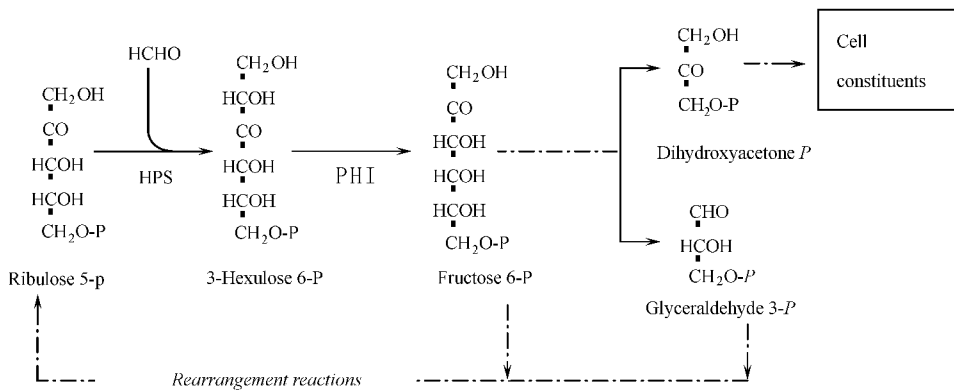


图1 细菌中固定甲醛的核酮糖单磷酸途径

Fig. 1 The RuMP pathway for formaldehyde fixation in bacteria. HPS: 3-Hexulose-6-phosphate synthase; PHI: 6-Phospho-3-hexuloisomerase.

物的碳同化途径, C1 化合物首先被氧化成甲醛, 游离的甲醛被 RuMP 途径捕获作为 C1 化合物同化途径的第一步反应, 该途径可用 3 分子甲醛合成 1 分子丙酮酸^[4]。研究结果表明在专性甲级营养型细菌如 *Methylomonas aminofaciens* 77a 中 HPS 和 PHI 为组成型表达^[6], 这就保证 RuMP 途径在细菌生长过程中随时起作用。兼性甲基营养菌既能利用 C1 化合物为碳源, 又能利用其他含碳化合物为碳源, RuMP 途径只有在细菌以 C1 化合物为碳源时才作为碳同化途径起作用。兼性甲基营养菌如 *Mycobacterium gastris* MB19 在以甲醇为唯一碳源时细胞中的 HPS、PHI 活性很高, 以乙醇或葡萄糖为碳源、以 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 为氮源时, 细菌中 HPS、PHI 的活性极其微弱, 但把氮源换成甲胺时, 细胞又有一定的 HPS 和 PHI 活性^[7], 这是因为甲醇和甲胺在这类细菌中首先被氧化成甲醛, 极有可能是甲醛诱导了 HPS 和 PHI 的表达。耐热性甲基营养菌如 *Bacillus brevis* 可以利用甲醇、乙醇、葡萄糖为碳源, 它在以甲醇或乙醇为碳源时, 细菌细胞内的 HPS、PHI 活性都很高^[8]。HPS、PHI 被认为是甲醇同化作用的特异酶, 所以甲醇能诱导它们的活性, 但乙醇诱导 RuMP 的生理意义仍然不清楚。此外, 甲醛也能诱导 HPS、PHI 的表达, 甲醛对 HPS 和 PHI 的诱导使细胞中 RuMP 途径发挥作用有助于甲醛的脱毒。

1.2.2 非甲基营养菌 RuMP 途径的生理作用: 过去认为 RuMP 途径仅在甲基营养菌同化甲醛进入细胞组分时起作用, 最近的生化和遗传学方法已经表明在一些非甲基营养菌

中 RuMP 途径在甲醛脱毒过程中起作用^[10,11]。如 *Bacillus subtilis* 是一种非甲基营养菌, 不能利用 C1 化合物为碳源, 但在含甲醛培养基上生长时, HPS/PHI 的活性随着甲醛的诱导而产生^[10], 这就说明 RuMP 途径并非甲基营养菌特有, 非甲基营养菌的 RuMP 途径伴随甲醛的存在而出现, 是甲醛的脱毒系统。非甲基营养细菌 *Burkholderia cepacia* TM1 能以几种木质素单体如香草醛或香草酸为碳源, 但 C1 化合物不是它生长的碳源, 它在降解木质素单体的过程中, 通过去甲基化酶催化的反应可以产生甲醛^[11]。*B. cepacia* TM1 的 HPS/PHI 可被来源于生长底物降解产生的甲醛诱导, RuMP 途径把香草酸脱甲基化产生的甲醛转变成细胞的组成成份, 所以 RuMP 途径在非甲基营养菌中对甲醛脱毒具有重要的作用。

2 RuMP 途径关键酶的理化特性及其基因的组织结构和表达调控机制

2.1 HPS 及 PHI 的生理生化特性

HPS 是乳清苷 5-单磷酸脱羧酶超家族的成员, 目前已经从几种甲基营养菌中纯化到 HPS, 其理化特性见表 1。该酶的激活因子是 Mg^{2+} 或 Mn^{2+} , 但是来自 *Bacillus* C1 的 HPS 需要 Co^{2+} 或 Ni^{2+} 作为激活因子^[16]。在大多数情况下, 甲醛的 K_m 值均在细菌生长能耐受的甲醛浓度范围之内 ($1 \sim 2 \text{mmol/L}$)。HPS 通常是同型二聚体, 其单体的分子量为 $22 \sim 27 \text{kDa}$ ^[16]。从 *B. brevis* 纯化的 HPS 在一定温度范围具有热稳定性, 它具有最高活性的温度是 55°C ^[8]。

表 1 来源于不同甲基营养菌的 HPS 的理化特性

Table 1 Properties of 3-Hexulose-6-phosphate synthase from several methylotrophic bacteria

Source	Specific activity (U/mg)	K_m (mmol/L)		Molecular mass/kDa		Activator
		Ru5P	HCHO	Holo-enzyme	Subunit	
<i>Methylococcus capsulatus</i>	69	0.083	0.49	310	49	$\text{Mg}^{2+}/\text{Mn}^{2+}$
<i>Methylomonas</i> M15	66.5	1.6	1.1	40-43	22	$\text{Mg}^{2+}/\text{Mn}^{2+}$
<i>Methylomonas aminofaciens</i> 77a	53	0.059	0.29	45-47	23	$\text{Mg}^{2+}/\text{Mn}^{2+}$
<i>Methylophilus methylotrophus</i>	97.4	0.136	0.53	40	22.5	$\text{Mg}^{2+}/\text{Mn}^{2+}$
<i>Mycobacterium gastris</i> MB19	74.2		1.5	43	24	$\text{Mg}^{2+}/\text{Mn}^{2+}$
<i>Bacillus</i> C1	64	0.45	0.15	32	27	$\text{Mg}^{2+}/\text{Mn}^{2+}$ $\text{Co}^{2+}/\text{Ni}^{2+}$

与 HPS 相比,有关 PHI 酶学特性的研究相对贫乏,可能是因为 PHI 的反应底物己酮糖 6-磷酸非常不稳定,因此测定 PHI 的活性反应必须偶联 HPS 的反应才能进行。*M. aminofaciens* 77a 的 PHI 基因通过改造后在大肠杆菌中表达获得重组 PHI,其亚基的表观分子量(20000)和预测值一致,重组酶为同型二聚体,纯化的 PHI 蛋白有很高的酶活性(15400 U/mg)^[6]。

2.2 HPS 和 PHI 基因的组织结构和表达调控机制

2.2.1 甲基营养菌 HPS 和 PHI 基因的组织结构和表达调控机制

HPS 和 PHI 是 RuMP 途径独有的两个酶,催化 RuMP 途径的起始反应。从甲基营养菌中克隆到的 HPS 和 PHI 基因的氨基酸序列表现出高度的相似性,但在专性甲基营养菌中这两个基因的组织结构和表达调控机制与兼性甲基营养菌和耐热性甲基营养菌的相比却有很大的差异(图 2)。

在专性甲基营养菌 *M. aminofaciens* 77a 中,HPS/PHI 操纵元由 *rmpD*、*rmpA*、*rmpI*、*rmpB* 基因组成(图 2),*rmpA* 编码 HPS,*rmpB* 编码 PHI。位于 *hps* 和 *phi* 基因之间的 *rmpI* 编码转座酶(IS10-R),IS10-R 和其相邻的 HPS/PHI 基因的表达调控有关,*hps* 和 *phi* 基因均为单顺反子表达,IS10-R 基因内的启动子能够负调控 *hps* 基因的表达同时又能正调控 *phi* 基因的表达^[6]。这表明为了同化甲醛,HPS 和 PHI 的比率被精确地控制,这对于专性甲基营养菌甲醛同化作用非常有利,在那些利用 C1 化合物为唯一碳源的细菌中可能都有这种精确的平衡调控系统。

在兼性甲基营养菌 *M. gastris* MB19 的基因组中,HPS/PHI 操纵元由 *rmpR*、*phi*、*hps* 基因组成(图 2),位于操纵元上游的 *rmpR* 编码的蛋白质是个转录调控因子^[7],*hps* 和 *phi* 基因可作为多顺反子操纵元转录,它们的表达受甲醛、甲醇、甲胺的诱导。*rmpR* 的产物和许多结合 DNA 的调控蛋白有序列相似性,并且在 N 端区域有一个结合 DNA 的螺旋-转角-螺旋(HTH)基序,在 *phi* 起始密码子的上游存在两个短的茎环结构,是调控蛋白的结合位点,而在 *hps* 终止密码子的下游有一个 rho 依赖型的转录终止子,故在 *M. gastris* MB19 中 *hps* 和 *phi* 基因可以作为一个多顺反子操纵元在 mRNA 水平以相同的方式调控^[7]。

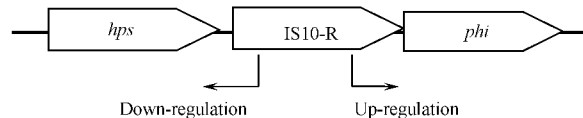
在耐热性的甲基营养菌 *B. brevis* S1 中 *hps* 和 *phi* 基因的结构和兼性甲基营养菌相似(图 2)。在 *hps* 上游有一系列典型的启动子序列,在 *phi* 基因终止密码子下游有一个转录终止子(rho 依赖型)。在 *hps* 和 *phi* 的上游都有 S-D 序列,其中 *phi* 基因的 S-D 序列在 *hps* 基因的编码区内^[8]。这些基因结构特征表明 *hps* 和 *phi* 有可能作为一个多顺反子操纵元转录。但与 *M. gastris* MB19 不同的是 *B. brevis* S1 的 *hps* 和 *phi* 基因可以被甲醇和乙醇诱导^[8]。甲醇的诱导作用可能与 RuMP 途径的甲醛同化作用有关,而乙醇的诱导机制到目前为止仍然令人费解。

2.2.2 非甲基营养菌 HPS 和 PHI 基因的组织结构和表达调控机制

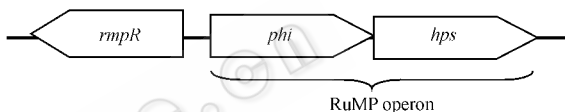
许多细菌的基因组计划揭示非甲基营养菌拥有 RuMP 途径操纵元,在非甲基营养菌 *B. subtilis* 中,*hxlA*

(*yckG*) *hxlB*(*yckF*) 分别编码 HPS 和 PHI,RuMP 操纵元(*hxlAB*)由 *hxlA*、*hxlB*、*hxlR* 基因组成(图 2),*hxlR* 基因位于 *hxlAB* 操纵元的上游,并且以相反的方向转录。甲醛的诱导可以使 *hxlA*、*hxlB* 基因以操纵元的形式表达,但其它 C1 化合物如甲醇、甲酸及甲胺都不具有诱导能力^[10],这可能与非甲基营养菌没有能力将这些化合物转化成甲醛有关。有证据显示 *hxlR* 是 *hxlA*、*hxlB* 基因表达所必需的,*hxlR* 的产物 HxlR 是甲醛诱导 *hxlAB* 操纵元表达的转录激活因子,HxlR 氨基酸序列 C 端有一个 DNA 结合蛋白的特征性 HTH 基序,*hxlAB* 上游的两个 25bp 区域(BRH1 和 BRH2)是 HxlR 的结合位点^[18]。*hxlAB* 操纵元的存在使 *B. subtilis* 对于内源代谢或环境变化产生的甲醛都具有脱毒能力。

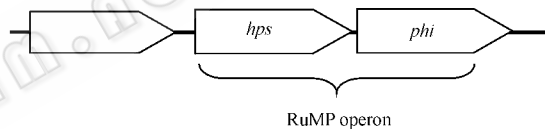
■ *Methylomonas aminofaciens* 77a(obligate motylytroph)



■ *Mycobacterium gastris* MB19(facultative methylotroph)



■ *Bacillus brevis* S1(thermotolerant methylotroph)



■ *Bacillus subtilis*(non-methylotroph)

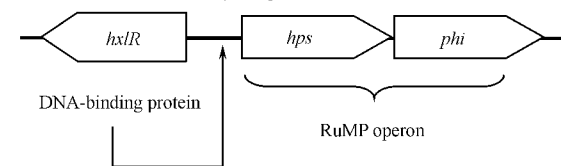


图 2 细菌中 *hps* 和 *phi* 基因在基因组中的排列

Fig.2 Genomic arrangements of *hps* and *phi* from bacteria.

3 RuMP 途径的应用

3.1 利用 RuMP 途径增强非甲基营养菌降解木质素单体香草醛的能力

木质素是生物圈中最丰富的芳香类化合物,木质素的化学降解产生大量的木质素单体香草醛^[9],*B. cepacia* TM1 能利用香草醛,在香草醛降解的过程中产生大量的甲醛。为了探讨 RuMP 途径对 *B. cepacia* TM1 降解香草醛效率的影响,Mitsui 等将甲基营养菌 *M. aminofaciens* 77a 的 *hps* 和 *phi* 基因导入 *B. cepacia* TM1 中,改造后的工程菌株组成型表达 HPS,PHI 这两个酶的活性比对照菌株(野生型菌株)高 2~3 倍。在含 3mmol/L 甲醛的 LB 上,工程菌株的甲醛消耗率明显快于对照菌株,使工程菌株对甲醛的耐受性增强。在以香草酸为唯一碳源时,工程菌株的生长速度和底物消耗速率大大快于对照菌株,说明提高 RuMP 途径关键酶 HPS/PHI 的表达水平可增强非甲基营养菌降解香草酸的能力,也证明了甲醛的利用在香草酸的降解过程中是限速步骤。//journals.im.ac.cn

3.2 利用 RuMP 途径增强植物对甲醛的同化和脱毒能力

甲醛对植物来说也是一种毒性很强的气体,自然界中的大多数植物属光能自养型生物,主要以 CO₂ 为碳源。大部分植物通过光合作用的开尔文循环途径只能同化 CO₂,它们吸收甲醛的能力非常有限^[20]。如果能合理地把微生物的甲醛同化途径整合到植物的二氧化碳同化途径中,就可以在植物中建立利用光合作用同化甲醛的新途径。因为 Ru5P 和 F6P 都是开尔文循环的中间产物,我们预期在植物的叶绿体中如能成功地表达细菌的 HPS 和 PHI,那么就能通过光合作用直接同化甲醛。我们把来自甲基营养菌 *M. gastris* MB19 的 HPS 和 PHI 基因导入拟南芥和烟草中,通过分析发现这两个基因的产物在植物中已成功表达并定位到叶绿体中。这两个基因在植物中的过量表达增强了转基因植物对甲醛的抗性和吸收气体和液体甲醛的能力。如把野生型的拟南芥小苗种在含有 10mmol/L 的甲醛培养基中时,它们不能存活,而转化子植物能在这样的培养基中生长。同位素追踪试验证明(¹⁴C)HCHO 可通过同化作用进入植物非挥发性的成分中^[21,22]。这些结果说明可以通过遗传操作把来自甲基营养型细菌的 RuMP 整合成开尔文循环的一个支路,在植物的叶绿体中安装有功能的光合作用同化甲醛途径。

4 结论和展望

RuMP 途径在甲基营养菌的 C1 化合物同化过程和非甲基营养菌的甲醛脱毒过程中发挥作用。这个途径的两个关键性特征酶 HPS 和 PHI 在专性甲基营养菌中组成型表达,在其他类型的甲基营养菌和非甲基营养菌中由甲醛诱导形成。用分子生物学方法,把微生物中甲醛同化作用途径整合到植物的开尔文循环即二氧化碳同化途径中,使植物也能直接同化甲醛,把有毒害性的 C1 化合物甲醛变成碳源,由此建立利用植物光合作用同化甲醛的理论和方法。如果将这些理论和方法应用于室内栽培植物如观赏植物,还可提高它们吸收和代谢甲醛的速度,再用它们清除室内空气中污染的甲醛,这对维护人体的健康将大有益处并极易为公众所接受。

参 考 文 献

- [1] Feldman MY. Reactions of nucleic acids and nucleoproteins with formaldehyde. *Prog Nucleic Acid Res Mol Biol*, 1973, **13**: 1 - 49.
- [2] Grafstrom RC, Fornace AJ Jr, Autrup H, et al. Formaldehyde damage to DNA and inhibition of DNA repair in human bronchial cells. *Science*, 1983, **220**(4593): 216 - 218.
- [3] Yurimoto H, Kato N, Sakai Y. Assimilation, dissimilation, and detoxification of formaldehyde, a central metabolic intermediate of methylotrophic metabolism. *Chem Rec*, 2005, **5**(6): 367 - 375.
- [4] Quayle JR, Ferenci T. Evolutionary aspects of autotrophy. *Microbiol Rev*, 1978, **42**(2): 251 - 273.
- [5] Sakai Y, Nakagawa T, Shimase M, et al. Regulation and physiological role of the DAS1 gene, encoding dihydroxyacetone synthase, in the methylotrophic yeast *Candida boidinii*. *J Bacteriol*, 1998, **180**(22): 5885 - 5590.
- [6] Sakai Y, Mitsui R, Katayama Y, et al. Organization of the genes involved in the ribulose monophosphate pathway in an obligate methylotrophic bacterium, *Methylomonas aminofaciens* 77a. *FEMS Microbiol Lett*, 1999, **176**(1): 125 - 130.
- [7] Mitsui R, Sakai Y, Yasueda H, et al. A novel operon encoding formaldehyde fixation: the ribulose monophosphate pathway in the gram-positive facultative methylotrophic bacterium *Mycobacterium gastris* MB19. *J Bacteriol*, 2000, **182**(4): 944 - 948.
- [8] Yurimoto H, Hirai R, Yasueda H, et al. The ribulose monophosphate pathway operon encoding formaldehyde fixation in a thermotolerant methylotroph, *Bacillus brevis* S1. *FEMS Microbiol Lett*, 2002, **214**(2): 189 - 193.
- [9] Taylor EJ, Smith NL, Colby J, et al. The gene encoding the ribulose monophosphate pathway enzyme, 3-hexulose-6-phosphate synthase, from *Aminomonas aminovorans* C2A1 is adjacent to coding sequences that exhibit similarity to histidine biosynthesis enzymes. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2004, **86**(2): 167 - 172.
- [10] Yasueda H, Kawahara Y, Sugimoto S. *Bacillus subtilis* yckG and yckF encode two key enzymes of the ribulose monophosphate pathway used by methylotrophs, and yckH is required for their expression. *J Bacteriol*, 1999, **181**(23): 7154 - 7160.
- [11] Mitsui R, Kusano Y, Yurimoto H, et al. Formaldehyde fixation contributes to detoxification for growth of a nonmethylotroph, *Burkholderia cepacia* TMI, on vanillic acid. *Appl Environ Microbiol*, 2003, **69**(10): 6128 - 6132.
- [12] Orita I, Yurimoto H, Hirai R, et al. The archaeon *Pyrococcus horikoshii* possesses a bifunctional enzyme for formaldehyde fixation via the ribulose monophosphate pathway. *J Bacteriol*, 2005, **187**(11): 3636 - 3342.
- [13] Goenrich M, Thauer RK, Yurimoto H, et al. Formaldehyde activating enzyme (Fae) and hexulose-6-phosphate synthase (Hps) in *Methanosarcina barkeri*: a possible function in ribose-5-phosphate biosynthesis. *Arch Microbiol*, 2005, **184**(1): 41 - 48.
- [14] Shah JJ, Singh HB. Distribution of volatile organic chemicals in outdoor and indoor air. *Environ Sci Technol*, 1988, **22**(12): 1381 - 1388.
- [15] Achkor H, Diaz M, Fernandez MR, et al. Enhanced formaldehyde detoxification by overexpression of glutathione-dependent formaldehyde dehydrogenase from *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2003, **133**(4): 2248 - 2255.
- [16] Kato N, Yurimoto H, Thauer RK. The physiological role of the ribulose monophosphate pathway in bacteria and archaea. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2006, **70**(1): 10 - 21.
- [17] Ferenci T, Strom T, Quayle J R. Purification and properties of 3-hexulose phosphate synthase and phospho-3-hexulose isomerase from *Methylococcus capsulatus*. *Biochem J*, 1974, **144**(3): 477 - 486.
- [18] Yurimoto H, Hirai R, Matsuno N, et al. HxlR, a member of the DUF24 protein family, is a DNA-binding protein that acts as a positive regulator of the formaldehyde-inducible hxlAB operon in *Bacillus subtilis*. *Mol Microbiol*, 2005, **57**(2): 511 - 519.
- [19] Mathias A, Rodrigues AE. Production of vanillin by oxidation of pine kraft lignins with oxygen. *Holzforschung*, 1995, **49**: 273 -

- [20] Giese M , Bauer-Doranth U , Langebartels C , *et al.* Detoxification of formaldehyde by the spider plant (*Chlorophytum comosum* L.) and by soybean (*Glycine max* L.) cell-suspension cultures. *Plant Physiol* , 1994 , **104** (4) : 1301 – 1309.
- [21] Chen LM , Li KZ , Orida I , *et al.* Enhancement of plant tolerance to formaldehyde by over-expression of formaldehyde-assimilating enzymes from a methylotrophic bacterium. *Plant and Cell Physiology* , 2004 , **45** : s233.
- [22] 泉井桂 陳麗梅 . シックハウスガスを吸収除去する植物の開発 バイオサイエンスとインダストリー . 2005 , **63** (3) : 9 – 10.

Bacterial ribulose monophosphate pathway and formaldehyde assimilation

SONG Zhong-bang , CHEN Li-mei* , LI Kun-zhi , PAN Zheng-bo

(*Biotechnology Research Center , Kunming University of Science and Technology , Kunming 650224 , China*)

Abstract : Ribulose monophosphate pathway (RuMP) , which was originally found in methylotrophic bacteria , is now recognized as a metabolic pathway widespread in most bacteria and involved in formaldehyde assimilation and detoxification. 3-Hexulose-6-phosphate synthase (HPS) and 6-phospho-3-hexuloisomerase (PHI) are the key enzymes of this pathway. This review describes the physiological significance of RuMP pathway derived from a variety of bacteria , the organizations and expressional regulations of HPS and PHI genes and the perspectives for applications of the two genes.

Keywords : Methylotrophic bacteria ; Ribulose monophosphate pathway ; Formaldehyde assimilation

Foundation item : National Natural Science Foundation of China (30670163) ; Project-Sponsored by SRF for ROCS (SEM (2005-55)) ; Foundation of Yunnan Province and Kunming University of Science and Technology for Training Adult and Young Leaders of Science and Technology

* Corresponding author. Tel : 86-871-3801018-202 ; Fax : 86-871-3801018-282 ; E-mail : chenlimeikm@yahoo.com.cn

Received : 13 June 2006 / Accepted : 15 August 2006 / Revised : 13 September 2006 © 中国科学院微生物研究所期刊联合编辑部 <http://journals.im.ac.cn>