

MIKROBIÁLNÍ DEGRADACE POLYCYKlickÝCH AROMATICKÝCH UHLOVODÍKŮ

TOMÁŠ CAJTHAML^a, VĚRA PACÁKOVÁ^b
a VÁCLAV ŠÁSEK^a

^aMikrobiologický ústav, Akademie věd České republiky, Vítězská 1083, 142 20 Praha 4, ^bKatedra analytické chemie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova, Albertov 2030, 128 43 Praha 2, e-mail: cajthaml@biomed.cas.cz

Došlo dne 6.II.2001

Klíčová slova: Polycyklické aromatické uhlovodíky (PAU), biodegradace, metabolismus

Obsah

1. Úvod
2. Fyzikálně-chemické vlastnosti a biologická dostupnost PAU
3. Obecné schéma biodegradace PAU
4. Degradace PAU bakteriemi
5. Degradace PAU houbami
6. Degradace PAU ligninolytickými houbami
7. Závěr

1. Úvod

Znečištění biosféry škodlivými látkami je jeden z nejvýznamnějších problémů ochrany životního prostředí. Zvlášť významná je kontaminace látkami, které již při nízké koncentraci vykazují toxické, mutagenní a karcinogenní účinky. Patří mezi ně například některé těžké kovy a řada organických látek, mimo jiné i polycyklické aromatické uhlovodíky (PAU). Hlavním problémem v případě PAU je to, že jde o nesnadno odbouratelné lipofilní látky, které mají tendenci kumulovat se v životním prostředí a které, na rozdíl od např. polychlorovaných bifenylov, vznikají neustále.

Odstranění PAU z prostředí je nesnadné a ne vždy proveditelné. Fyzikální a chemické metody jsou nákladné a mnohdy nevhodné. Proto se slibným řešením zdá metoda biodegradace, kdy se využívá převážně mikroorganismů a jejich schopnosti rozkládat tyto látky. PAU jsou metabolizovány nejrozmanitějšími mikroorganismy zahrnujícími bakterie, houby i řasy¹. Výhodou takového postupu je jeho snadnost, případně nízká cena, malý dopad na životní prostředí, a hlavně možnost provádět dekontaminace *in situ*. Perspektivními mikroorganismy z hlediska případného použití se jeví některé druhy půdních bakterií (např. rodů: *Pseudomonas*, *Mycobacterium*, *Sphingomonas*)^{2,3}, některé druhy vláknitých hub^{4,5} a zvláště skupina ligninolytických hub (*Phanerochaete chrysosporium*, *Trametes versicolor*, *Bjerkandera adusta*, *Pleurotus ostreatus*, *Irpex lacteus*)^{6,7}. Bakterie většinou využívají PAU jako

zdroj uhlíku a energie a pro některé z nich již byla objasněna kompletní metabolická dráha. Ligninolytické houby produkují extracelulární enzymy s velmi nízkou substrátovou specifitou, které jsou schopny rovněž transformovat PAU. Tyto houby mají oproti bakteriím několik výhod. Jelikož je celý děj extracelulární, dochází k mnohem snadnějšímu styku s látkou a přežití hub v půdě lze dobře limitovat množstvím přidaných živin (slámy, hoblin, dřevných štěpů aj.). Dřevokazné houby jsou eukaryotní organismy, proto nepodléhají tak snadno genetickým změnám, a tak je menší riziko kontaminace prostředí nežádoucími organismy. Na druhé straně jsou bakterie schopny kompletně rozložit PAU a jejich podstatnou část i přeměnit na oxid uhličitý.

Osud PAU v průběhu degradace je důležitý z hlediska možné kontaminace prostředí toxickými produkty degradace. Proto se průběh degradace PAU intenzivně studuje.

Předkládaný článek si klade za cíl poskytnout přehled o současné úrovni znalostí metabolických drah PAU rozkládaných mikroorganismy.

2. Fyzikálně-chemické vlastnosti a biologická dostupnost PAU

Polycyklické aromatické uhlovodíky představují organické látky, které se skládají ze dvou a více kondenzovaných benzenových jader. Počet sloučenin patřících do této skupiny je značný, a jen nesubstituovaných (tj. základních) PAU bylo izolováno přes 100 (cit.⁸). PAU jsou za normálních podmínek tuhé látky s relativně vysokými teplotami tání a varu, které závisí na počtu benzenových jader a na struktuře molekuly.

Rozpustnost PAU v povrchových a jiných přírodních vodách se liší v závislosti na obsahu solí a organických látek. V odpadních vodách se může rozpustnost některých PAU zvýšit až řádově, naopak v mořské vodě díky obsahu anorganických solí je jejich rozpustnost nižší. Důležitým faktorem ovlivňujícím rozpustnost je teplota; rozpustnost anthracenu se při změně teploty z 5 °C na 30 °C zvýší pětinašobně⁹. Rozpustnost ve vodě hraje důležitou roli z hlediska dostupnosti PAU pro mikroorganismy. Obecně platí, že rozpustnost a schopnost podléhat mikrobiálnímu rozkladu je nepřímo úměrná počtu aromatických kruhů dané látky¹⁰.

Mezi další významné vlastnosti PAU řadíme jejich schopnost adsorpce na pevných materiálech, která je nepřímo úměrná jejich parciálnímu tlaku par. Sorpce je jedním z hlavních faktorů ovlivňujících pohyb a akumulaci PAU v životním prostředí¹¹. Vybrané fyzikálně-chemické vlastnosti některých PAU jsou shrnuty v tabulce I (cit.¹²).

Světová zdravotnická organizace (WHO) určila v roce 1971 hodnotu 200 ng.l⁻¹ jako nejvyšší přípustnou koncentraci sumy šesti polykondenzovaných aromatických uhlovodíků (fluoranthén, benzo[b]fluoranthén, benzo[k]fluoranthén, benzo[a]pyren, benzo[ghi]perylene a indeno[1,2,3-cd]pyren) v pitné vodě. V roce 1976 byl tento seznam rozšířen organizací EPA o dalších 12 PAU (viz tabulka I)¹³. V České republice jsou pro pitnou vodu stanoveny limitní koncentrace fluoran-

Tabulka I
Fyzikálně-chemické vlastnosti PAU

Sloučenina	Molární hmotnost [g.mol ⁻¹]	Teplota		Tenze par [mPa]	Rozp. ve vodě [mg.l ⁻¹]	log k_{ow}^a	log k_{oc}^b
		tání [°C]	varu [°C]				
Naftalen	125	80	218	10,8.10 ³	30	3,37	3,1
Acenaftylen	152	92	265	–	16,1	4,07	–
Acenaften	154	96	279	1,16.10 ³	3,47	4,33	3,8
Fluoren	166	116	298	4,5.10 ²	1,8	4,18	3,9
Fenanthren	178	101	340	93	1,29	4,46	4,1
Anthracen	178	218	342	11	0,073	4,45	4,3
Fluoranthren	202	110	375	2,4.10 ²	0,26	5,33	4,3
Pyren	202	150	404	1,6	0,135	5,32	4,8
Benzo[<i>a</i>]anthracen	228	159	435	0,1	0,014	5,61	4,8
Chrysen	228	256	448	1,5.10 ⁻³	0,0006	5,83	4,9
Benzo[<i>b</i>]fluoranthren	252	168	–	2,9.10 ⁻²	0,0012	6,57	6,2
Benzo[<i>k</i>]fluoranthren	252	217	480	1,8.10 ⁻²	0,00055	6,84	5,6
Benzo[<i>a</i>]pyren	252	179	495	3,8.10 ⁻³	0,0038	6,04	5,3
Dibenzo[<i>a,h</i>]anthracen	278	267	524	6,7.10 ⁻⁶	0,0005	6,75	6,3
Benzo[<i>g,h,i</i>]perylene	276	278	–	1,8.10 ⁻⁴	0,00026	7,23	–
Indeno[1,2,3- <i>cd</i>]pyren	276	162	–	–	0,062	7,66	6,2

^a k_{ow} – rozdělovací koeficient oktanol/voda, ^b k_{oc} – koeficient sorpce na organické hmotě,

thenu 40 ng.l⁻¹ (indikační hodnota) a pro sumu PAU (benzo[*a*]anthracen, benzo[*a*]pyren, benzo[*g,h,i*]perylene, benzo[*k*]fluoranthren, fluoranthren, fenanthren, chrysen, indeno[1,2,3-*cd*]pyren a pyren) jako nejvyšší mezní hodnota 40 mg.l⁻¹. Limitní asanační koncentrace sumy PAU stanovené pro zeminy jsou pro průmyslové půdy 200 mg/kg sušiny, v obytných oblastech 1 mg/kg.

3. Obecné schéma biodegradace PAU

Jak bylo uvedeno výše, PAU mohou být transformovány celou řadou mikroorganismů. Na obr. 1 jsou uvedeny tři hlavní způsoby prvního kroku mikrobiálního metabolismu PAU (cit.²).

V případě přímé hydroxylace aromatických jader je nezbytná přítomnost vzdušného kyslíku¹⁴. Bakterie využívají enzymy dioxygenasy k navázání obou atomů kyslíku za vzniku vicinálního *cis*-dihydrodiolu. Tento mechanismus používají bakterie rodů *Pseudomonas*, *Acinetobacter*, *Mycobacterium* a *Rhodococcus*^{2,15}. Vzniklé látky jsou stereoselektivně dehydrogenovány pomocí enzymu *cis*-dihydrodiol dehydrogenasy za vzniku dihydroxylovaného aromatického jádra. Následné rozštěpení aromatického jádra je rovněž katalyzováno vysoce selektivními enzymy, a to v poloze *ortho* intradiol dioxygenasami, nebo *meta* pomocí extradiol dioxygenas.

Eukaryotické organismy, například některé druhy vláknitých hub, používají k oxidaci PAU cytochrom P-450 (cit.¹⁶). Vzniká arenoxid, který je následně hydrolyzován pomocí epoxid hydrolasy za vzniku *trans*-dihydrodiolu, nebo je neenzymaticky přeměněn na hydroxy derivát, který může podlehnout konjugaci s jinými látkami¹⁷.

Zvláštní skupinu tvoří tzv. houby bílé hniloby. Při degradaci PAU pomocí ligninolytických enzymů dochází k nespe-

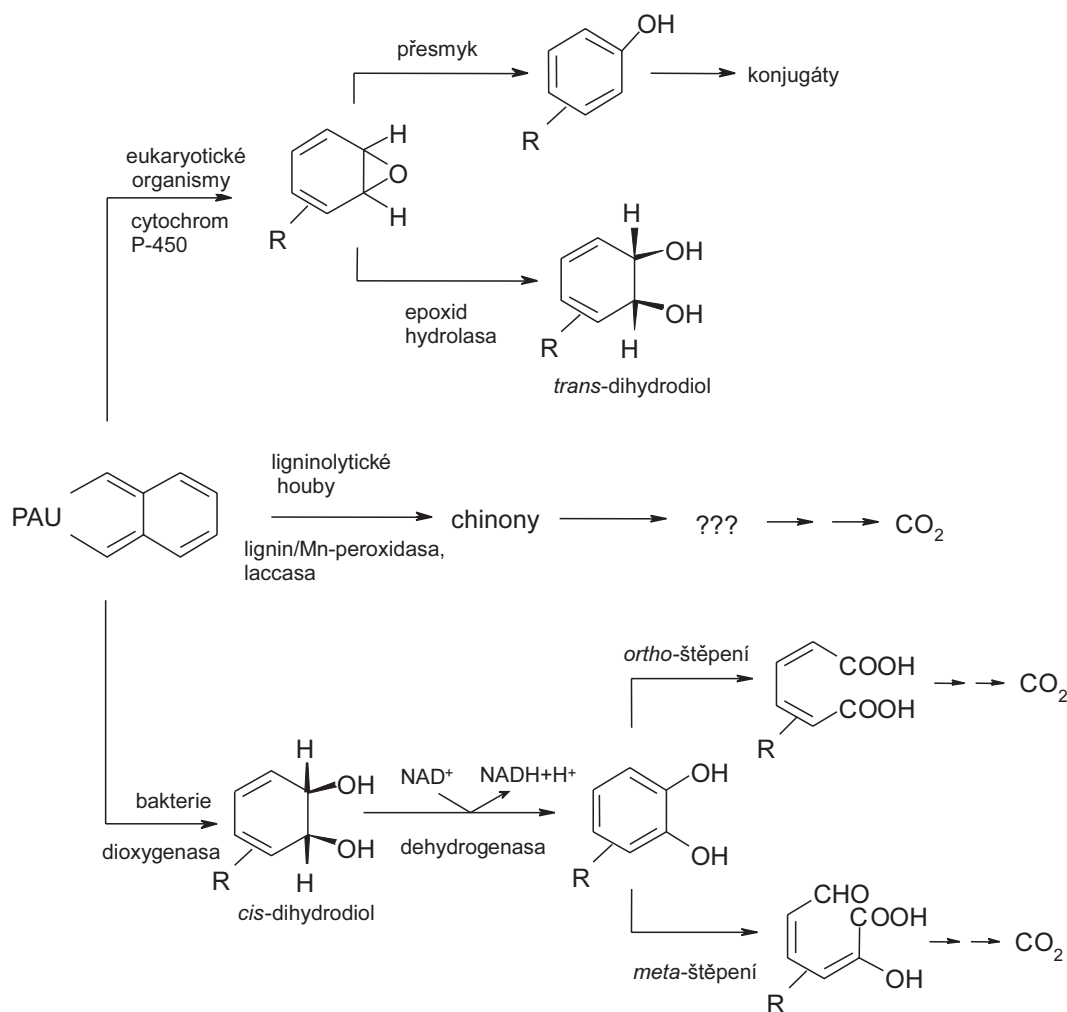
cifické radikálové jednoelektronové oxidaci za vzniku chinonů^{18,19}. Tyto enzymy existují tři, lignin peroxidasa, mangan peroxidasa, laccasa, a pomocí pokusů *in vitro* bylo prokázáno jejich schopnost degradovat PAU (cit.^{20,21}).

Nutno ovšem podotknout, že v případě některých bakterií byla zjištěna nízká aktivita monooxygenasy. PAU s vyšším ionizačním potenciálem než 7,55 eV, což je limitní hodnota pro lignin peroxidasu, byly ligninolytickými houbami degradovány rovněž pomocí cytochromu P-450 (cit.^{21,22}).

Ideálním případem je, když dochází k mineralizaci PAU, tedy k úplnému rozkladu na vodu a oxid uhličitý. Tento jev byl studován pomocí PAU značených uhlíkem ¹⁴C, a i když nalezené hodnoty CO₂ bývají malé, řádově jednotky procent^{23,24}, je nutno si uvědomit, že PAU současně slouží rovněž jako zdroj uhlíku, a mohou být využity pro stavbu biomasy. Na druhé straně je právě proto nutno objasnit mechanismus degradace, aby nedocházelo k nežádoucí kumulaci toxických metabolitů¹².

4. Bakteriální degradace PAU

Na obr. 2 je zobrazen postup odbourávání naftalenu bakteriemi. Jak bylo uvedeno, transformace je zahájena pomocí multienzymového komplexu naftalen dioxygenasy v poloze 1,2 za vzniku *cis*-1,2-dihydronaftendiolu. Ten je dále dehydrogenován za vzniku 1,2-dihydroxynaftalenu. Aromatický kruh je poté rozštěpen extradiol dioxygenasou za vzniku 4-(*o*-hydroxyfenyl)-2-oxo-3-butenové kyseliny. Aldolasa odštěpuje pyruvát a vzniklý salicylaldehyd je oxidován na salicylovou kyselinu, která je některými bakteriemi kumulována. Salicylová kyselina může být oxidována pomocí monooxygenasy za vzniku *o*-katecholu, který podléhá *ortho*, nebo *meta* rozštěpení³.



Obr. 1. Obecné schéma degradace PAU

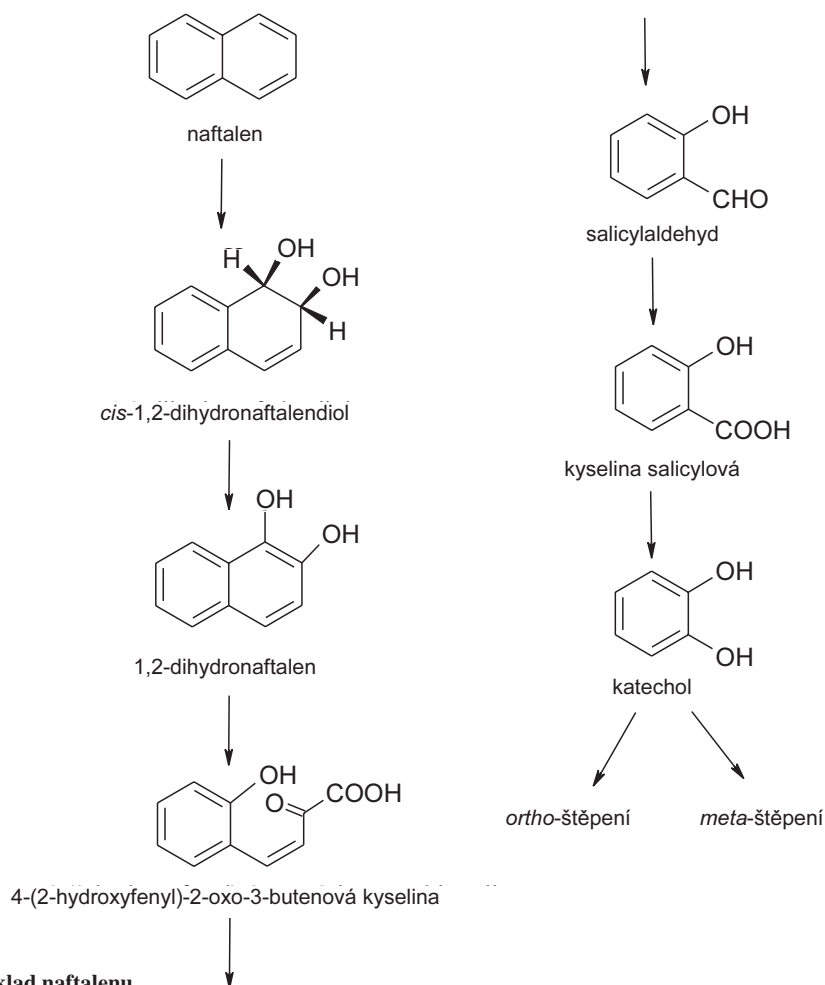
V případě anthracenu je situace obdobná. Dochází k oxidaci v poloze 1,2 za vzniku *cis*-dihydrodiolu, který je dále dehydrogenován a dochází k rozštěpení kruhu. Ze vzniklé 4-(2-hydroxynaft-3-yl)-2-oxo-3-butenové kyseliny se odštěpuje pyruvát a vzniká 2-hydroxy-3-naftalenkarboxylová kyselina. Po její dekarboxylaci vzniká 2,3-dihydroxynaftalen, z čehož vyplývá, že následná dráha nebude totožná s degradací naftalenu. Pravděpodobně probíhá opět *meta* štěpení a po odstranění dvouuhlíkaté kyseliny dochází k tvorbě kyseliny ftalové. Ta je následně dekarboxylována na kyselinu salicylovou a degradace pokračuje opět přes katechol^{1,3}.

Fenanthren může být transformován několika způsoby. Počáteční atak bývá jak v poloze 1,2, tak 3,4. Ačkoliv bylo prokázáno, že některé druhy bakterií používají obě cesty, rody *Pseudomonas* a *Nocardia* oxidují fenanthren v poloze 3,4, kde po rozstřížení kruhu vzniká 1-hydroxy-2-naftalenkarboxylová kyselina. Ta je po dekarboxylaci převedena na 1,2-dihydroxynaftalen, který se zapojuje do degradační cesty naftalenu²⁴. Bakterie rodu *Aeromonas*, *Alcaligenes* a *Micrococcus* rozkládají 1-hydroxy-2-naftalenkarboxylovou kyselinu alternativním způsobem, kde tato látka podléhá *ortho* štěpení za vzniku dikarboxylové kyseliny. Z ní vzniká přes 2-karboxybenzalde-

hyd následně *o*-ftalová kyselina a poté 3,4-dihydroxybenzooxová kyselina²⁵.

Byl objasněn rovněž mechanismus odbourávání fluorenu pomocí bakterií a byly zjištěny tři možné způsoby. Při jednom z nich dochází ke kumulaci 4-hydroxy-9-fluorenonu. V ostatních případech dochází k tvorbě 1-formyl-2-indanonu respektive 2-formyl-1-indanonu.

Degrační dráha fluoranthenu a pyrenu byla prostudována v případě kmenu *Mycobacterium* PYR-1. Počáteční krok rozkladu fluoranthenu je zahájen opět dioxygenasou, a to buď v poloze 7,8 nebo v poloze 1,2. V poloze 7,8 dochází k extradiolovému rozštěpení a vzniká 4-(2-acetnaftenon-1-yl)-2-hydroxy-2,4-butadienová kyselina. Dále se odštěpuje pyruvát a vzniklá kyselina je dekarboxylována za vzniku 1-acetnaftenonu. Jestliže se degradace zahájila v poloze 1,2 fluoranthenu, dochází rovněž k extradiolovému štěpení, a to za vzniku 3-(9-fluorenon-1-yl)-2-hydroxy-2-propenové kyseliny. Tato látka je v rovnováze podle pH prostředí s 3-(9-hydroxy-1-fluorenylidem)-2-oxopropanové kyseliny. Následuje odštěpení glyoxalátu a po dekarboxylaci vzniká buď 9-hydroxyfluoren, nebo 9-fluorenon, které podstupují podobnou degradační cestu jako fluoren²⁶.



Obr. 2. Bakteriální rozklad naftalenu

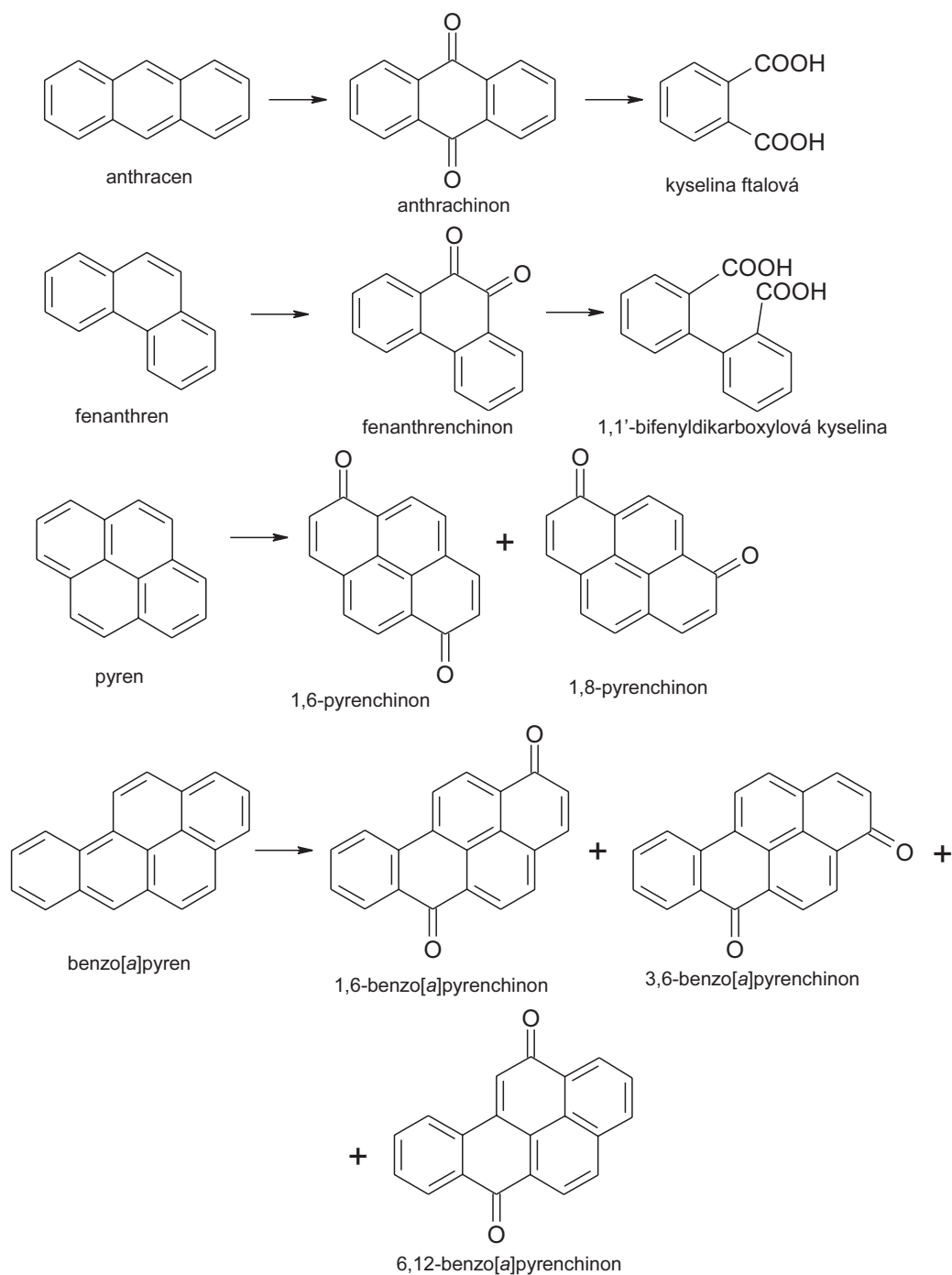
Pyren je bakteriemi obvykle hydroxylován v poloze 1,2 nebo 4,5. Derivát 1,2 je rozštěpen v poloze *meta* a po dekarboxylaci vzniká 4-hydroxyperinaftenon²⁷, který je finálním produktem a není dále metabolizován. Oproti tomu 4,5-dihydrodiol je rozštěpen intradioloxigenasou² za vzniku 4,5-fenanthrendikarboxylové kyseliny. Po částečné dekarboxylaci²⁷ dochází k hydroxylaci v poloze 3,4, následuje dehydrogenace a opět dekarboxylace za vzniku 3,4-dihydroxyfenanthrenu. Po oxidaci v poloze *meta* a odštěpení pyruvátu vzniká 1-hydroxy-2-naftalendikarboxylová kyselina, která je rovněž součástí metabolismu fenanthrenu, jak již bylo uvedeno.

V současnosti není mnoho dostupných informací týkajících se mechanismu degradace PAU s více než čtyřmi cykly. Většina prací se zabývala degradací benzo[*a*]pyrenu (BaP), a ačkoliv byla pomocí značených ¹⁴C PAU sledována úplná mineralizace, pouze v jednom případě autoři identifikovali produkty BaP po rozštěpení aromatického kruhu bakterií rodu *Mycobacterium*²⁸. Z výsledků vyplývá, že BaP byl atakován na třech místech. Došlo k hydroxylaci v poloze 7,8 a následovalo *meta* štěpení. V druhém případě se jednalo o polohu 9,10, rovněž s následným štěpením vně vicinálního diolu. Z obou vzniklých intermediátů *cis*-4-(7-hydroxypyren-8-yl)-2-oxo-3-butenové kyseliny a *cis*-4-(8-hydroxypyren-7-yl)-2-oxo-3-butenové kyseliny došlo k odštěpení pyruvátu. V třetím pří-

padě to byla pozice 4,5 a následoval intradiolový stříh za vzniku 4,5-chrysendikarboxylové kyseliny.

5. Houbová degradace PAU

Kromě uvedené skupiny ligninolytických hub byly studovány i některé druhy imperfektních vláknitých hub^{4,16}. Houby obecně používají k oxidaci PAU cytochrom P-450, stejně jako například savci. Rovněž v případě těchto organismů se jedná o sekundární děj, nikoli vedoucí k získání energie nebo zdroje uhlíku, nýbrž o děj detoxifikační. Tomu také odpovídá zjištěný fakt, že v žádném ze studovaných případů nedocházelo k rozštěpení aromatických kruhů. Dochází k oxidaci za vzniku reaktivního arenoxidu, ze kterého, stejně jako u savců, vznikají hydrolyzou *trans*-dioly. Ty byly zjištěny například v případě houby *Cunninghamella elegans*, a to pro naftalen (v poloze 1,2), fenanthren (1,2; 3,4 a 9,10), fluoranthren (2,3), benzo[*a*]anthracen (8,9; 10,11 a 3,4) a benzo[*a*]pyren (4,5; 9,10 a 7,8) (cit.⁵). V případě tohoto druhu houby a benzo[*a*]anthracenu byly detegovány i 8,9,10,11-tetraoly. Z reaktivního arenoxidu může vzniknout přesmykem rovněž hydroxy derivát. Ten potom bývá detoxifikován jako glukuronid, glukosid, sulfát atd.⁴ Bylo prokázáno, že z hydroxylovaných derivátů

Obr. 3. Produkty degradace některých PAU ligninolytickou houbou *Phanerochaete chrysosporium*

vznikají rovněž v některých případech i chinony, které jsou mutagení²⁹. Ačkoliv nedochází k rozkladu PAU, vzniklé *trans*-dioly nevykazovaly mutagení efekt, narozdíl od savčích produktů oxidace PAU pomocí cytochromu. Důvodem pro tento fakt je, že například *trans*-8,9-dihydrobenzo[*a*]anthracendiol vzniklý oxidací houbou *Cunninghamella elegans* má konfiguraci 8*S*,9*S*, zatímco stejný produkt oxidace buňkami ze savčích jater je 8*R*,9*R* enantiomer^{30,31}.

6. Metabolismus ligninolytických hub

I když ligninolytické houby z ekologického hlediska nepatří mezi půdní organismy, u četných druhů bylo zjištěno, že jsou schopny aktivně kolonizovat půdu, což zvyšuje biologickou dostupnost PAU³². U ligninolytických hub bylo prokázáno, že na degradaci PAU se podílejí ligninolytické enzymy, ačkoliv není zřejmé v jakém rozsahu³³. Při degradaci pomocí

těchto enzymů dochází k nespecifické radikálové oxidaci. Předpokládá se, že ligninolytické enzymy produkují kation-radikály, které difundují do prostředí a fungují jako mediátor mezi enzymem a substrátem³⁴. Bylo prokázáno, že ligninolytické houby jsou schopny rozkládat účinně PAU dokonce i se šesti kondenzovanými kruhy, a to v živných tekutých médiích a uměle kontaminovaných půdách. Rovněž bylo prokázáno, že jsou schopny i částečně mineralizovat PAU^{35,36}.

Na obr. 3 jsou uvedeny produkty degradace některých PAU houbou *Phanerochaete chrysosporium*, která je nejvíce studovaným druhem¹⁷. Ačkoliv vzhledem k oxidačnímu potenciálu by fenantren neměl být oxidován, byl 9,10-fenantrenchinon detegován. U této houby byly rovněž nalezeny typické produkty oxidace fenantrenu cytochromem P-450: *trans*-3,4- a *trans*-9,10-dihydrofenantrendioly; 3-, 4- a 9-fenantrol²¹. Následným produktem degradace je 1,1'-bifenylová kyselina. Rovněž u dalších PAU s vyšším ionizačním potenciálem byla zjištěna oxidace pomocí přítomných mediátorů^{37,38}. V případě pyrenu byl detegován produkt oxidace cytochromem P-450, a to *trans*-4,5-dihydropyrendiol u houby *Pleurotus ostreatus*²¹. Fluoren byl stejnou houbou, a rovněž mangan peroxidasou z *Phanerochaete chrysosporium* oxidován na 9-fluorenol a 9-fluorenon. Produktem degradace anthracenu je antrachinon, z něhož vzniká kyselina ftalová. Kromě zmíněných kyselin 1,1'-bifenylové a ftalové byl, coby štěpný produkt PAU, identifikován ještě anhydrid kyseliny 1,8-naftalendikarboxylové při *in vitro* degradaci acenaftenu a acenaftylenu pomocí laccasy³⁹.

Skutečnost, že ligninolytické houby jsou schopny mineralizovat PAU a přitom nebyly dosud objasněny téměř žádné štěpné produkty, se odráží i v tom, že je tato problematika v současnosti intenzivně studována.

7. Závěr

Využití biologických metod pro odstraňování polycyklických aromatických uhlovodíků z životního prostředí patří k perspektivním a ekologicky šetrným metodám. Bylo prokázáno, že mikroorganismy jsou schopné efektivně rozkládat tyto látky. Metabolické cesty rozkladu PAU bakteriemi jsou již v podstatě známy. Naopak u skupiny ligninolytických hub, které patří díky schopnosti kolonizovat půdu k nejslibnějším, doposud není zřejmé, kdy se který mechanismus degradace uplatní. Prozatím jsou známy pouze produkty detoxifikačních mechanismů, ačkoliv byla prokázána rovněž mineralizace PAU. Vzhledem k tomu, že se dosud známé produkty degradace významně liší v toxicitě a karcinogenitě, je identifikace dalších produktů jedním z důležitých směrů výzkumu v této oblasti.

Autoři děkují Fondu rozvoje vysokých škol za poskytnutí grantu 1873/2000 a Grantové agentuře České republiky za grant 526/99/0519.

LITERATURA

- Cerniglia C. E.: Adv. Appl. Microbiol. 30, 31 (1984).
- Cerniglia C. E.: Biodegradation 3, 351 (1992).
- Cerniglia C. E., Heitkamp M. A.: *Metabolism of Polycyclic Aromatic Hydrocarbons in the Aquatic Environment* (Varanasi U., ed.). CRC Press, Boca Raton 1989.
- Cerniglia C. E., Sutherland J. B., Crow S. A.: *Microbial Degradation of Natural Products* (Winkelman G., ed.), kap. VII. VCH Press, Weinheim 1992.
- Sutherland J. B.: J. Ind. Microbiol. 9, 53 (1992).
- Field J. A., de Jong E., Feijoo-Costa G., de Bont J. A. M.: Appl. Environ. Microbiol. 1992, 2219.
- Novotný C., Erbanová P., Cajthaml T., Rothschild N., Dosoretz C., Šašek V.: Appl. Microbiol. Biotechnol. 54, 850 (2000).
- Jehličková Z., Žilka L.: Chemmagazin 4, 17 (1994).
- Neff J. M.: *Polycyclic Aromatic Hydrocarbons in the Aquatic Environment*. Applied Science Publishers, London 1979.
- Shettlworth K. L., Cerniglia C. E.: Appl. Biochem. Biotechnol. 54, 291 (1995).
- Weissenfels W. D., Klewer H. J., Langhoff J.: Appl. Microbiol. Biotechnol. 36, 689 (1992).
- Kastner M.: *Biotechnology* (2. vyd.), sv. 11b, kap. 9. Wiley-VCH, Weinheim 2000.
- Tockesteinová Z., Pacáková V., Štulík K.: Chem. Listy 86, 399 (1992).
- Gibson D. T., Koch J. R., Kalio R. E.: Biochemistry 7, 2653 (1968).
- Ratledge C.: *Biochemistry of Microbial Degradation*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht 1994.
- Sutherland J. B.: J. Ind. Microbiology 9, 53 (1992).
- Sutherland J. B., Selby A. L., Freeman J. P., Evans F. E., Cerniglia C. E.: Appl. Environ. Microbiol. 57, 3310 (1991).
- Higson F. K.: Rev. Environ. Contamin. Toxicol. 122, 111 (1991).
- Paszczynski A., Crawford R. L.: Biotechnol. Prog. 11, 368 (1995).
- Hammel K. E., Green B., Gai W. Z.: Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 88, 10605 (1991).
- Bezael L., Hadar Y., Fu P. P., Freeman J. P., Cerniglia C. E.: Appl. Environ. Microbiol. 62, 2554 (1996).
- Bezael L., Hadar Y., Cerniglia C. E.: Appl. Environ. Microbiol. 63, 2495 (1997).
- Bezael L., Hadar Y., Cerniglia C. E.: Appl. Environ. Microbiol. 62, 292 (1996).
- Evans W. C., Fernley H. N., Griffiths E.: Biochem. J. 95, 819 (1965).
- Kiyohar H., Nagao K., Nomi R.: Agric. Biol. Chem. 40, 1075 (1976).
- Sutherland J. B., Selby A. L., Freeman J. P., Evans F. E., Cerniglia C. E.: Appl. Environ. Microbiol. 1991, 154 a 260.
- Heitkamp M. A., Cerniglia C. E.: Appl. Environ. Microbiol. 33, 1968 (1988).
- Schneider J., Grosser R., Jayasimhulu R., Xue W., Warshawsky D.: Appl. Environ. Microbiol. 62, 4 (1996).
- Wunder T., Kremer S., Sterner O., Anke H.: Appl. Microbiol. Biotechnol. 42, 636 (1994).
- Cerniglia C. E., Yang S. Y.: Appl. Environ. Microbiol. 47, 119 (1984).
- Yang S. K.: *Polycyclic Aromatic Hydrocarbon Carcinogenesis: Structure-Activity Relationship* (Yang S. K., Silverman B. D., ed.), sv. I. CRC Press, Boca Raton 1988.
- Martens R., Zadrazil F.: Folia Microbiol. 43, 97 (1998).
- Schützendübel A., Majcherczyk A., Johannes C., Hüttermann A.: Int. Biodeter. Biodegr. 43, 93 (1999).

34. Youn H. D., Hah Y. C., Kang S. O.: FEMS Microbiol. Lett. 132, 183 (1995).
35. Sack U., Heinze T. M., Deek J., Cerniglia C. E., Martens R., Zadrazil F., Fritsche W.: Appl. Environ. Microbiol. 64, 3919 (1997).
36. Wolter M., Zadrazil F., Martens R., Bahadir M.: Appl. Microbiol. Biotechnol. 48, 398 (1997).
37. Collins P. J., Kottermann M. J., Field J. A., Dobson A. D. W.: Appl. Environ. Microbiol. 62, 4563 (1996).
38. Johannes C., Majcherczyk A.: Appl. Environ. Microbiol. 66, 524 (2000).
39. Majcherczyk A., Johannes C., Hüttermann A.: J. Biotechnol. 61, 151 (1998).

T. Cajthaml^a, V. Pacáková^b, and V. Šašek^a (^a*Institute of Microbiology, Academy of Sciences of Czech Republic, Prague*, ^b*Department of Analytical Chemistry, Faculty of Sciences, Charles University, Prague*): **Microbial Degradation of Polycyclic Aromatic Hydrocarbons**

The review summarizes the current knowledge of different metabolic pathways of polycyclic aromatic hydrocarbons degraded by bacteria and fungi; several pathways for their bacterial degradation are elucidated. Attention is also paid to a special group of ligninolytic fungi which are very promising organisms for remediation of contaminated soils.