



国家精品课程配套教材

Environmental Microbiology



环境微生物学

(第二版)

郑平 主编



ZHEJIANG UNIVERSITY PRESS
浙江大学出版社

国家精品课程配套教材

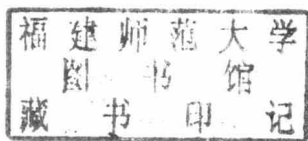
浙江省“十一五”重点教材建设项目

环境微生物学

Environmental Microbiology

(第二版)

郑平 主编



1035677



T1035677



ZHEJIANG UNIVERSITY PRESS

浙江大学出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

环境微生物学 / 郑平主编. —2 版. —杭州: 浙江大学出版社, 2012. 8
ISBN 978-7-308-10415-9

I. ①环… II. ①郑… III. ①环境微生物学 IV. ①X172

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2012) 第 197356 号

环境微生物学(第二版)

郑 平 主编

责任编辑 杜玲玲
封面设计 春天书装
出版发行 浙江大学出版社
(杭州市天目山路 148 号 邮政编码 310007)
(网址: <http://www.zjupress.com>)
排 版 杭州中大图文设计有限公司
印 刷 德清县第二印刷厂
开 本 787mm×1092mm 1/16
印 张 14.5
字 数 353 千
版 印 次 2012 年 8 月第 2 版 2012 年 8 月第 7 次印刷
书 号 ISBN 978-7-308-10415-9
定 价 29.00 元

版权所有 翻印必究 印装差错 负责调换

浙江大学出版社发行部邮购电话 (0571)88925591

前 言

为了提高高等教育水平,教育部组织国家精品课程评审,2007年《环境微生物学》课程有幸入围,浙江省组织重点建设教材遴选,2009年《环境微生物学》教材再获殊荣,这是对编者的巨大鼓励和鞭策。教材是课程建设的重要内容,也是课程教学的重要载体。有鉴于此,编者借重点教材建设之东风,对使用了整整10年的《环境微生物学》(第一版)进行了修订,推出《环境微生物学》(第二版),以吐故纳新、充实完善、提高水平,满足该课程教学的现实需要。

环境科学是一门综合性很强的学科,涉及社会科学、自然科学和技术科学等广泛领域。微生物工作者运用微生物学的理论、方法和技术,来认识和解决环境问题,催生了环境微生物学这门交叉学科。至今,环境微生物学内容已渗透到环境领域的众多方面,成为人们从事环境领域科技创新的重要手段。

浙江大学于1980年开始设立环境微生物学课程并自编讲义。讲义经过多年的试用、修改和补充,逐渐形成了本校相对稳定的环境微生物学教材。环境微生物学学科充满活力,发展迅速,但环境微生物学教材,国内外尚无统一的体系和结构。在本教材的编写过程中,编者取各家所长,结合自己的教学与科研,对现有环境微生物研究成果进行了精心筛选整理。在《环境微生物学》(第二版)的修订过程中,我们力求做到内容简明,突出基本概念、基本原理和基本方法;兼顾前沿性和系统性,既展示本领域的最新成就,也呈现本领域的理论与技术体系。

该教材共十三章,分别由浙江大学郑平教授(第一、二、七、八、九章)、徐向阳教授(第十一、十二章)、胡宝兰副教授(第三、四、五、六章)、南京师范大学钟文辉教授(第十、十三章)编写;全书由郑平教授统稿。浙江大学唐崇俭博士、陈建伟博士、李金页博士、蔡靖博士、张蕾博士、陆慧锋博士、屠展硕士、汪彩华硕士对本教材作了仔细的校对,浙江大学出版社特别是杜玲玲编辑对该教材的出版给予了大力的支持,在此谨向提供过帮助的全体同仁表示衷心感谢。在该教材编写过程中,参考了众多国内外专著、教材和论文,在此也向取材引用过的文献作者表示衷心感谢。

由于编者水平有限,教材中疏漏和不足在所难免,恳请读者批评指正。

编 者

2012年6月

目 录

第一章 绪 论	1
第一节 微生物与微生物学	1
第二节 环境科学与环境微生物学	4
复习思考题	7
第二章 微生物的起源与进化	8
第一节 微生物的化学进化	8
第二节 微生物的细胞进化	10
第三节 微生物的细胞器进化	13
第四节 微生物的生理进化	15
第五节 微生物进化的遗传基础	17
第六节 大地女神假说	18
复习思考题	19
第三章 非细胞型微生物	20
第一节 病 毒	20
第二节 亚病毒	26
复习思考题	27
第四章 原核微生物	28
第一节 细 菌	28
第二节 放线菌	42
第三节 蓝细菌	45
第四节 古 菌	47
复习思考题	50
第五章 真核微生物	51
第一节 真 菌	51
第二节 藻 类	63
第三节 原生动物	67
第四节 微型后生动物	72
复习思考题	73

第六章 微生物的营养与代谢	74
第一节 微生物营养	74
第二节 微生物代谢	82
第三节 微生物代谢调控	92
复习思考题	96
第七章 微生物的生长繁殖与遗传变异	97
第一节 微生物测定	97
第二节 微生物生长	100
第三节 微生物遗传	107
第四节 微生物变异	112
复习思考题	116
第八章 微生物生态	117
第一节 非生物因素对微生物的影响	117
第二节 种群内微生物的相互作用	125
第三节 种群间微生物的相互作用	127
第四节 微生物群落的形成与发展	132
第五节 微生物生态系统	136
复习思考题	138
第九章 微生物与物质循环	139
第一节 碳素循环	139
第二节 氮素循环	143
第三节 硫素循环	153
第四节 磷素循环	155
复习思考题	157
第十章 微生物与环境污染	158
第一节 微生物传播与危害	158
第二节 水体富营养化	163
第三节 微生物代谢产物污染	167
第四节 微生物污染风险评估	171
复习思考题	175
第十一章 微生物与环境净化	176
第一节 有机污染物的降解转化	176
第二节 受污环境的自净作用	186

第三节 受污环境的生物修复·····	189
复习思考题·····	194
第十二章 微生物与环境工程·····	195
第一节 废水生物处理·····	195
第二节 废气生物处理·····	209
第三节 废物生物处理·····	211
复习思考题·····	213
第十三章 微生物与环境监测·····	214
第一节 水体质量的微生物学检测·····	214
第二节 空气质量的微生物学检测·····	217
第三节 化学污染物的微生物学检测·····	217
第四节 目标微生物的分子生物学检测·····	219
复习思考题·····	222
参考文献·····	224

第一章 绪论

环境微生物学是开启环境科学大门的一把钥匙,也是解决环境工程难题的一件利器。掌握环境微生物学的理论、方法和技术,将有助于环境学科的知识创新和技术创新。本章介绍微生物及其特点,环境微生物学及其研究内容。

第一节 微生物与微生物学

一、微生物

(一)微生物的定义

微生物(microorganism)是一切肉眼看不见或看不清楚的微小生物的总称。微生物种类繁多、形态各异、营养庞杂,但都表现为简单、低等的生命形态;微生物包括非细胞型微生物、原核细胞型微生物和真核细胞型微生物;其主要类群如图 1-1 所示。

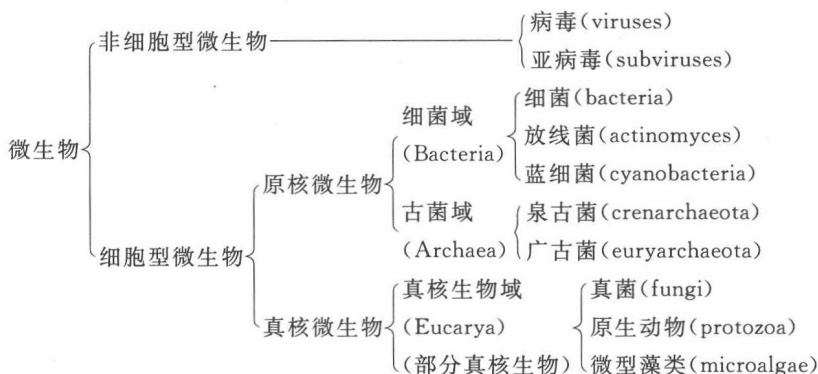


图 1-1 微生物的主要类群

(二)微生物的特点

1. 个体微小、结构简单

微生物形体微小。观察微生物必须借助于显微镜甚至电子显微镜,将其放大几千倍至几十万倍。测量微生物需用测微尺,细菌以微米(μm)为计量单位;病毒以纳米(nm)为计量单位。

微生物结构简单。大多数微生物是单细胞生物,一个细胞就是一个生物个体。病毒由核酸和蛋白质组成,没有细胞结构;亚病毒仅由核酸组成;朊病毒则仅由蛋白质组成。

2. 代谢活跃、类型多样

微生物代谢活跃。由于其个体小,比表面积大(细菌表面积大约为 $12\text{m}^2/\text{g}$ 干重),微生物能从环境中快速摄取各种营养物质,并将大量代谢产物排出体外。例如,乳酸杆菌每小时产生的代谢产物(乳酸)可多达其体重的 1000 至 10000 倍。

微生物代谢类型多样。① 基质广泛。既能利用无机物(二氧化碳),也能利用有机物作为碳源。② 能源谱宽。既能利用太阳能,也能利用化学能作为能源。③ 适应性强。既能进行有氧呼吸,也能进行发酵或无氧呼吸。④ 代谢产物多样。既可产生无机产物,也可产生有机产物;既可产生小分子有机物,也可以产生大分子有机物。

3. 繁殖迅速、容易变异

微生物繁殖很快。生长旺盛时,有些细菌每 20min 就能增殖一代,24h 可增殖 72 代。如果没有其他条件限制,经过一昼夜,1 个细菌就可增至 47 万亿亿(4.7×10^{21})个。若设 10^{12} 个细菌的干重为 1g,则在 1 天内,生物量将从 10^{-12} g 增加到 4.7×10^9 g。

微生物容易变异。每一世代,细菌出现自发突变的频率约为 10^{-6} (即在 100 万个细菌中有 1 个发生基因突变),液体培养中的细菌浓度可达 10^8 个/mL,这意味着在每毫升培养液中,就有 100 个细菌发生基因突变。

4. 抗逆性强、休眠期长

微生物抗逆性很强。高温菌可在 2.65×10^7 Pa 和 300°C 的高压高温条件下生活;嗜酸菌可在 pH 0.5 的强酸性条件下生活;嗜盐菌则可在盐浓度 30% 以上的“死海”中生活。

微生物休眠期很长。在不利条件下,微生物可进入休眠状态,有些种类形成特殊休眠体(如细菌芽孢)。据报道,有些细菌芽孢在休眠几百甚至上千年后仍有活力。

5. 种类繁多、数量巨大

微生物种类繁多。它包括病毒、细菌、古菌、放线菌、真菌、藻类和原生动物等类群。据估计,微生物种类数目约为 50 万~600 万种,有记载的约为 20 万种(1995 年),其中病毒 4000 多种,原核生物 3500 多种,真菌 9 万多种,原生动物和藻类 10 万多种。

微生物数量巨大。在温度和湿度适宜、养分丰富的土壤耕作层中,每克土壤的微生物含量高达数亿个。

6. 分布广泛、分类界级宽

微生物分布广泛。在自然界,不论是土壤、水体和空气,还是植物、动物和人体的内部或表面,都存在大量微生物。上至 8 万多米的高空,下至 3000 多米的油井;冷至南北极地,热至几百摄氏度的深海火山口,都有微生物踪迹。

微生物的分类界级很宽。在反映生物系统发育的三域分类系统中,微生物包含了细菌域和古菌域的全部生物,以及真核生物域的部分生物。

(三) 微生物的分类、鉴定和命名

由于微生物种类繁多,为了便于各类微生物的识别、研究和应用,有必要对其进行分类、鉴定和命名。

1. 微生物分类

分类(classification)是根据一定原则对微生物进行分群归类,把相似或相近的微生物放在一个分类单位中。从大到小,微生物的分类单位依次是域(domain)、界(kingdom)、门(phylum)、纲(class)、目(order)、科(family)、属(genus)、种(species)。在主要分类单位之间,还经常加进次要分类单位,如亚门(subphylum)、亚纲(subclass)、亚目(suborder)、亚科(subfamily)、亚种(subspecies)、变种(variety)。

种是分类的基本单位,它是表型特征高度相似、亲缘关系极其接近、与其他种有明显差别的一群菌株的总称。种的特征常用一个指定的典型菌株(type strain)来代表。菌株

(strain)是指任何一个独立分离的单细胞(或单个病毒粒子)繁殖而成的纯种群体及其后代。

2. 微生物鉴定

鉴定(identification)是借助现有分类系统,通过特征测定,确定某一微生物的归属单位。

微生物的鉴定方法可分成4个水平:① 细胞形态和习性水平。主要以经典研究方法,观察微生物的形态特征、运动性、酶反应等。② 细胞组分水平。主要以化学分析技术,测定微生物细胞壁、细胞膜、细胞质等的化学成分。③ 蛋白质水平。主要采用氨基酸序列分析、凝胶电泳、免疫标记等手段,测定微生物蛋白质的特性。④ 核酸水平。主要采用G+C%值测定、核酸分子杂交、16S(18S)rRNA序列分析等手段,测定微生物核酸的特性。

3. 微生物命名

命名(nomenclature)是按照国际命名法则,给每一个微生物类群或物种一个专有名称。微生物名称有俗名和学名之分。

俗名(common name)指普通的、通俗的、地区性的名字,具有简明和大众化的优点;但往往涵义不确切,易于相互重复,使用范围受到限制。例如,俗名“绿脓杆菌”指“铜绿假单胞菌”(Pseudomonas aeruginosa)。

学名(scientific name)是一个菌种的科学名称,它是按照国际学术界的通用规则命名的。学名采用拉丁词或拉丁化的词构成。在出版物中,学名排成斜体(在书写或打字时,在学名之下划一横线,以表示它是斜体)。根据双名法规则,学名通常由一个属名(第一个字母大写)加一个种名(第一个字母小写)构成。出现在分类学文献上的学名,在双名之后往往加上首次定名人(放在括号内)、现名定名人和现名定名年份。即:

$$\text{学名} = \underbrace{\text{属名} + \text{种名}}_{\text{必要(斜体)}} + \underbrace{(\text{首次定名人}) + \text{现名定名人} + \text{现名定名年份}}_{\text{可省略(正体)}}$$

例如,大肠埃希氏菌(简称大肠杆菌)

Escherichia coli (Migula) Castellani et Chalmers 1919

在少数情况下,当某菌株归入一个亚种[subspecies, 简写 subsp. (正体)]或变种[variety, 简写 var. (正体)]时,学名应按“三名法”构成。即:

$$\text{学名} = \underbrace{\text{属名} + \text{种名}}_{\text{必要(斜体)}} + \underbrace{(\text{subsp. 或 var.})}_{\text{可省略(正体)}} + \underbrace{\text{亚种或变种名}}_{\text{必要(斜体)}}$$

例如,苏云金芽孢杆菌蜡螟亚种

Bacillus thuringiensis subsp. *galleria*

二、微生物学

微生物学(microbiology)是在分子、细胞、个体或群体水平上研究微生物的形态构造、生理代谢、遗传变异、生态分布和分类进化等生命活动的基本规律,并将其应用于工业发酵、农业生产、医疗卫生、生物工程和环境保护等领域的学科。它的根本任务是发掘、改善、利用有益微生物,控制、改造、消灭有害微生物。

经过长期发展,微生物学产生了许多分支学科。依据所研究的生命现象,可将微生物学划分为微生物分类学、微生物生理学、微生物遗传学等。依据微生物的应用领域,又可将微

生物学划分为工业微生物学、农业微生物学、环境微生物学等。按照不同标准,还可将微生物学划分出更多的分支学科。环境微生物学是微生物学的重要分支学科之一。

第二节 环境科学与环境微生物学

一、环境与环境科学

从词意上说,“环境”泛指某一中心项(或叫主体)周围的空间及其空间中存在的事物。不同学科对“环境”这一概念有不同的理解和认识。环境科学中的“环境”(environment)是指以人类为主体的外部世界,即人类赖以生存和发展的物质条件的综合体。人类环境包括自然环境和社会环境。按组成要素,可把整个自然环境区分为大气环境、水体环境、土壤环境和生态环境。有时形象地将它们称为大气圈(atmosphere)、水圈(hydrosphere)、岩石圈(lithosphere)和生物圈(biosphere)。

大气、水体、土壤和生态环境都是地球长期演化的产物,具有特定的组成、结构和运行规律。这些性质构成了环境质量的要素。环境质量(environmental quality)是环境对人类生存和发展适宜程度的标志。环境问题实质上是环境质量问题。人类本身是环境的产物,必须依赖环境而生存和发展;同时人类又是环境的改造者,通过社会性生产活动来利用和改造环境,使其更适合自身的生存和发展。然而,人类活动也可使环境发生不利于自身的变化,甚至带来灾难。在解决各种环境问题的过程中,环境科学应运而生。

环境科学(environmental science)是研究人类与环境之间相互关系的学科。在宏观上研究人类社会经济发展与环境之间的相互作用和影响;在微观上研究环境中的物质,尤其是污染物在生物体内的迁移、转化和蓄积规律。重点研究与人们健康直接相关的生活环境和生产环境,因污染所致的环境质量变化规律及其综合整治技术与方法。

环境科学综合性很强,涉及社会科学、自然科学和技术科学。仅仅依据所涉及的学科,即可将环境科学划分为多个分支学科,如环境管理学、环境化学、环境生物学等。按照不同标准,还可划分出众多其他分支学科。环境微生物学作为环境生物学的重要组成部分,在环境科学中扮演着极其重要的角色。

二、环境微生物学

(一)环境微生物学的定义

如上所述,环境微生物学不仅是微生物学的一个分支,同时也是环境科学的一个分支。它是微生物学与环境科学相互渗透而产生的一门交叉学科。若作一个定义,可表述为:环境微生物学(Environmental Microbiology)是研究微生物与环境之间的相互关系和作用规律,并将其应用于污染防治的学科。通俗地说,环境微生物学就是利用微生物学的理论、方法和技术来探讨环境现象,解决环境问题的学科。

虽然对环境微生物的研究可追溯到17世纪荷兰商人Van Leeuwenhoek对一些环境样品的微生物观察,对环境微生物的应用也可追溯到19世纪末对城市污水的生物处理实践,但作为一门独立的学科,环境微生物学的发展历史并不长。20世纪60年代末,美国将期刊《应用微生物学》更名为《应用与环境微生物学》,可作为环境微生物学从其母体学科(微生物

学)脱颖而出的标志。20世纪70年代以后,环境微生物学得到了迅速发展。

环境微生物学之所以能在短期内异军突起并备受关注,主要是因为:① 污染物剧增。随着工农业生产的发展和人民生活水平的提高,污染物的种类和数量急剧增加,给环境带来了巨大冲击,而这些污染物的降解和转化主要依靠微生物作用。② 生物危害显现。微生物中的病原菌、水体富营养化引发的藻类和浮游生物猛长、微生物转化产生的毒性产物等,给环境带来了种种危害,迫切需要深入研究并加以有效控制。③ 监测方法改进。分子生物学技术的快速发展,为环境微生物的检测和分析提供了高效的工作平台,有力促进了环境微生物学的研究。

(二)环境微生物学的研究内容

明确研究内容,有助于加深对环境微生物学的理解。根据编者的体会,环境微生物学主要包含如下内容。

1. 自然环境中的微生物背景

自然环境(大气、水体、土壤)中的微生物背景是环境微生物研究的出发点。地球上的微生物是在特定环境中产生和发展的。经过长期的相互作用和相互适应,微生物与环境之间形成了和谐共存的关系。自然环境中的微生物背景,反映了微生物与环境之间的动态平衡,可作为考察环境质量变化的基准。这部分内容常被归入微生物生态学,主要研究微生物与自然环境的相互关系及其在生物地球化学循环中的各种作用。根据前面对“环境”的定义,整个地球都是人类的环境,因此将这部分内容纳入环境微生物学也是顺理成章的。

环境微生物学与微生物生态学的主要差别在于:两者的研究目的不同。微生物生态学研究微生物之间以及微生物与“微生物环境”(以微生物为主体的外部世界,把人类看成环境的组成部分)之间的相互关系和相互作用,着重考察“微生物环境”对微生物及其活动的影响;而环境微生物学着重考察微生物及其活动,通过改变“人类环境”(以人类为主体的外部世界,把微生物看成环境的组成部分),对人类生活和生产的影响。

2. 微生物对环境的污染与危害

微生物污染是指对人类和生物有害的微生物污染水体、大气、土壤和食品,影响生物产量和质量,危害人类健康的现象。

① 病原菌所致的生物安全问题。1993年,美国密尔沃基市发生了原生动物(隐孢子虫, *Cryptosporidium*)导致的水介疾病暴发流行,造成40多万人患病,100多人死亡。事后调查发现,这种病原菌竟然存在于经过消毒的饮用水中。令人担忧的是,近年来研究发现,大约有10%~50%的水介痢疾是由目前无法确认的病原菌引发的。饮用水中频繁检出新的病原菌,已引起公众严重不安。

② 菌体生长所致的生物安全问题。水体富营养化是指在人类活动的影响下,生物所需的营养物质(如氮、磷等)大量进入湖泊、河口、海湾等缓流水体,引起藻类和浮游生物(许多种群是微生物)迅速繁殖,造成水体溶解氧下降、水质恶化、鱼类以及其他水生生物大量死亡的现象。水体富营养化对水体健康,乃至生物安全产生了严重威胁。

③ 代谢活动所致的生物安全问题。微生物对一些污染物的转化作用可增强其对人类和生物的毒性。例如,1953年日本发生水俣事件,氮肥厂将含汞废水排入水体,无机汞在接纳水体的底泥中浓集,通过微生物作用,产生毒性更大的甲基汞。水俣市居民因食用被甲基汞污染的鱼肉而患病,截止到1999年底,患者已达2263人。

④ 代谢产物所致的生物安全问题。有害微生物污染食品(饲料),可使食品(饲料)腐败,产生毒素,造成食物(饲料)中毒。例如,黄曲霉污染饲料,产生黄曲霉素,会导致鱼和哺乳动物患原发性肝癌。

研究有害微生物在环境中的生活方式和危害途径,并提出有效的防控措施是环境微生物学的重要内容。

3. 微生物对受污环境的净化与修复

受污环境是指因人类排放废水、废气和废渣(“三废”)而受污染的环境。据估计,全球已生产和应用的多氯联苯(PCB)超过 100 万吨,其中 1/4 至 1/3 进入环境。修复被 PCB 污染的环境,已现实地摆在人们面前。

生物净化(biological purification)是指通过生物代谢(异化作用和同化作用),使环境中的污染物数量减少,浓度下降,毒性减弱,直至消失的过程。其中,微生物起着重要而独特的作用。随着生产水平的提高和科学技术的进步,生物净化将在更大规模上得到应用,并将成为环境生物技术的重要组成部分。

生物修复是指人为强化下的生物净化作用。由于种种原因,许多土壤、地表水和地下水等被有机物和无机物污染,要净化这些受污环境,需要投入巨资。与传统的理化修复相比,生物修复具有明显的经济优势。1989 年,美国发生了有史以来最为严重的油轮泄漏事故,Exxon Valdez 号油轮在威廉王子海湾泄漏原油 1100 万加仑。生物修复有效消除了原油对海湾的污染。这是生物修复技术首次在净化受污环境上的大规模应用,意义深远。

在陆地和海洋环境中,生物净化现象普遍存在,但净化能力各不相同。研究自然生物净化的基本规律并提出有效的强化措施,也是环境微生物学的重要内容。

4. 微生物在环境工程中的应用

对环境微生物的应用,最早起始于废水生物处理。在 19 世纪,人们对水介病原菌进行研究,并通过饮用过滤和消毒等措施,大大降低了伤寒和霍乱的发病率。至今,由水体自净过程发展而来的废水生物处理技术,已广泛应用于环境工程。对污水处理系统(人工环境)中微生物性能的研究,不仅推动了污水生物处理技术的改进,也推动了整个环境微生物学的发展。其中,对好氧活性污泥和厌氧颗粒污泥的系统研究,在废水生物处理上产生了重大影响。

随着人们环保意识的增强,在有机污染物达标排放的前提下,对微量有毒物质以及氮磷营养物质的去除提出了更高的要求;微生物在环境工程中的应用,也从废水处理拓展到废气处理和废渣处理等领域。所有这些都迫切需要环境微生物研究者加倍努力:① 针对特定污染物,探寻高效菌群,采用现代基因工程技术,构建多功能“高效菌株”;② 探明微生物的生长条件、代谢条件和污染物降解规律,不断推出新型、高效、安全的生物处理技术。

5. 微生物在环境监测中的应用

微生物监测是以微生物个体、种群或群落对环境污染或环境变化所产生的反应,阐明环境污染状况,从微生物学角度为环境质量的监测和评价提供依据的过程。每种微生物对环境因素的变化都有一定的适应范围和反应特点。微生物的适应范围越小,反应特点越显著,对环境因素变化的指示意义越大。

在环境微生物领域,涉及大量原位研究,需要许多新的技术和方法来揭示微生物在原位生境(如空气、水体、土壤、生物反应器)中的行为。以核酸为基础的分子生物学技术[如

PCR 技术(详见第十三章)、基因探针技术、DNA 序列分析技术等],为环境微生物研究者探索原位生境中的微生物秘密,提供了高效的检测手段。

6. 其他

工农业发展推动了人类社会进步,也导致了自然环境破坏。在利润最大化的驱使下,世界各地(特别是工业发达地区)屡屡发生资源过度消耗、环境持续恶化、生态严重受损的事件。重新审视人类走过的道路,人们认识到:资源低效利用所致的“三废”排放是造成环境污染的根源。推行清洁生产(cleaner production),通过资源的高效利用、重复利用和废物回用,可实现“节能、降耗、减污”,从源头上削减污染物,它是预防环境污染的根本措施。强化末端治理,通过新技术、新工艺和新装备的开发利用,则可实现“三废”达标排放,它是控制环境污染的必要保障。在污染物的源头削减(如使用低毒性原料、开发低污染工艺、生产环境友好型产品等)和末端治理(如研制环保型微生物菌剂、开发废物资源化利用技术、回收可再生能源等)中,环境微生物都大有可为。

复习思考题

1. 何谓微生物?它主要包括哪些类群?
2. 微生物有哪些特点?
3. 何谓微生物分类?微生物分类单位有哪些?其基本分类单位是什么?
4. 何谓微生物的“种”和“菌株”?
5. 何谓微生物鉴定?鉴定方法可分为哪几个水平?
6. 怎样命名微生物?请举例说明。
7. 何谓环境、环境科学、环境微生物学?
8. 环境微生物学的主要研究内容有哪些?

第二章 微生物的起源与进化

微生物是地球演化的产物,它们的发生和发展离不开地球。微生物也是地球的建设者,它们对现有地球环境的形成、维持和改善作出了巨大贡献。本章介绍微生物的发生、发展和作用。

第一节 微生物的化学进化

生命的起源是一个古老而神秘的问题,经过无数科学家的长期探索,人们对这个问题取得了一些共识,认为地球上的生命起源于化学进化。

一、Oparin-Haldane 生命起源假说

原始地球呈熔化状态。物质从熔化状态冷却,逐渐形成了由地核、地幔和地壳构成的地球。水蒸气、二氧化碳、甲烷、氮气、氢气、氨、硫化氢等气体被挤压出地壳表面,形成了环绕地球的大气圈。水蒸气冷凝则形成了地壳表层的水圈。大气圈、水圈和岩石圈(地壳)为生命起源提供了物质基础。

据考证,在生命出现以前,地球经历了大约 10 亿年的演变过程。当时的地球究竟是怎样的?生命又是怎么发生的?对于这两个问题,目前普遍接受俄罗斯科学家 Oparin 和英国科学家 Haldane 分别于 1925 年和 1930 年独立提出的生命起源假说。

Oparin-Haldane 生命起源假说对古地球环境的观点是:① 地球无氧气。在生命出现之前,原始地球大气中不存在氧气,处于还原状态。② 地球受紫外线辐照。由于原始地球大气中不存在氧气,没有臭氧层的遮挡作用,地表受到太阳紫外线的强烈辐照。③ 地球温度很高。原始地球大气中的甲烷和二氧化碳是强烈的温室效应(greenhouse effect)气体,可阻止地表散热,致使当时地球表面的温度及其昼夜和季节变化都远远大于现在。就是在上述恶劣的环境中,地球表面开始了生命的化学进化。

Oparin-Haldane 生命起源假说对生命化学进化的观点是:① 合成有机物。在太阳辐射能、地热能、闪电能、核能等自然能量的驱动下,无机物转化为有机物,并以溶解或悬浮状态积累于地球水圈中。② 合成大分子有机物。继续在各种自然能量的驱动下,小分子有机物聚合成大分子有机物。③ 产生有机复合物。一些大分子有机物复合成更大的有机物(如蛋白质),并显原始催化活性,预示着酶的问世;另一些大分子有机物(如磷脂)能在水中聚集成胶囊,并包入其他物质,预示着细胞的出现。历经数百万年,化学进化逐渐形成了原始生命。

二、生命起源假说的实验证据

(一)生物构建材料的合成

在 20 世纪 50 年代,Oparin-Haldane 生命起源假说得到了实验证据的支持。Miller 和

Urey 等人模拟早期的地球环境,采用装有水和还原性混合气体的简单装置(图 2-1),通过加热、放电或紫外线照射,合成了许多有机物,其中包括组成生物所必需的氨基酸和碱基。在 Miller 和 Urey 的实验中,首先由甲烷转化成甲醛和氰化氢,接着由这些化合物产生尿素和甲酸,最后产生了氨基酸^①(包括甘氨酸、丙氨酸、谷氨酸、缬氨酸、脯氨酸、天冬氨酸)。

(二)生物大分子的合成

在液态条件下,氨基酸至蛋白质的聚合反应(图 2-2)不易进行,因为该反应需要脱水并吸收能量。若将氨基酸置于悬浮黏土颗粒表面,则这一聚合反应便易于发生。黏土颗粒的主要成分是硅酸盐和氧化铝,既带负电荷也带正电荷,兼有吸附性能和催化性能。在这种黏土表面,高能氨基酸(如氨基酰腺苷酸)可聚合成多肽链(蛋白质)。据推测,原始地球上的蛋白质和核酸可能是以类似的方式合成的。

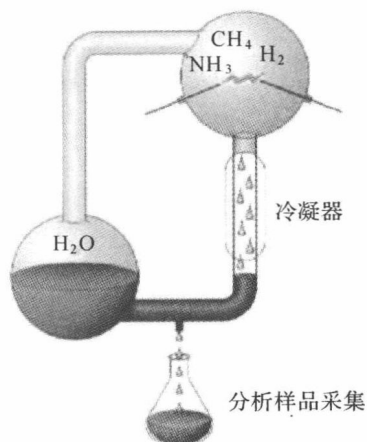


图 2-1 Miller 和 Urey 模拟实验装置
(引自 Berg J M, *et al.*. Biochemistry, fifth edition. W H Freeman and Company, 2002)

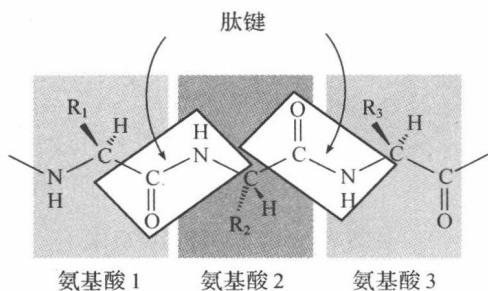


图 2-2 氨基酸聚合反应
(引自 Berg J M, *et al.*. Biochemistry, fifth edition. W H Freeman and Company, 2002)

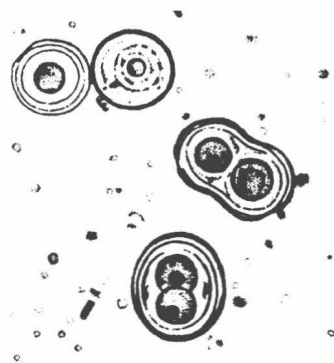


图 2-3 微球体
(引自 Atlas M, *et al.*. Microbial Ecology, third edition. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., 1993)

(三)生命现象的发生

Fox 发现,把氨基酸混合物倾倒在 160~200℃ 热沙土上,水分蒸发后,氨基酸可合成蛋白质样大分子,这类蛋白质被称为“嗜热类蛋白(thermal proteinoids)”。它们能自发聚集成微球体(microspheres,图 2-3)。一些非生物来源的类蛋白具有原始催化活性(酶的功能)。另外试验发现,一些核酸除了具有复制能力外,也具有催化活性。核酶(ribozymes)便是一类具有催化活性的 RNA 分子(图 2-4)。由于代谢和繁殖是生命的本质属性,蛋白质和核酸具有催化(代谢)和复制(繁殖)能力,因此也就拥有了生命的基本特征。

^① 蛋白质是生命活动的物质基础,而氨基酸是合成蛋白质的必要成分。

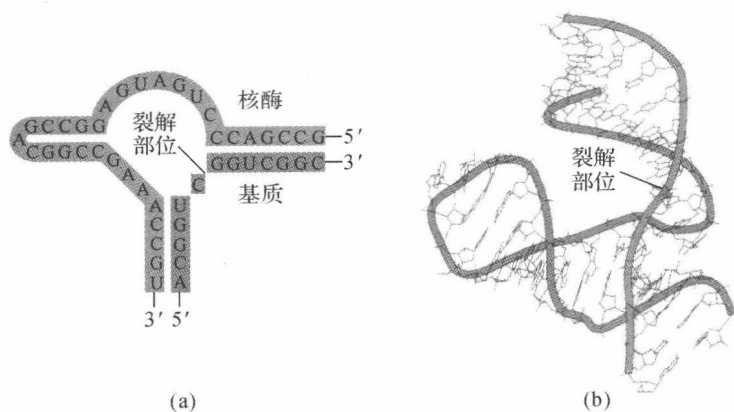


图 2-4 核酶的自催化作用

(引自 Berg J M, *et al.* Biochemistry, fifth edition. W H Freeman and Company, 2002)

第二节 微生物的细胞进化

一、细胞起源

Oparin 等发现,在含有两种聚合物(如阿拉伯树胶和组蛋白)的胶体溶液中,可自发形成微球体。他们将这些微球体称为团聚体(coacervate)。将磷脂放入水中,也可自发形成团聚体(脂质体),呈双分子层,类似细胞膜(图 2-5)。这种脂质体能够吸收体外磷脂而生长,并能缢断凸出物而形成新的团聚体,后者很像酵母菌的芽殖。在脂质体围成的内穴中可进行化学反应。若把酶、电子载体或叶绿体嵌入这些团聚体内,甚至可模拟一些细胞的代谢过程、电子传递过程或光合作用过程。不过,这些模拟系统只能证明有机聚合物具有非凡的自我组织能力,并不能证明原始地球上的细胞就是这样形成的。

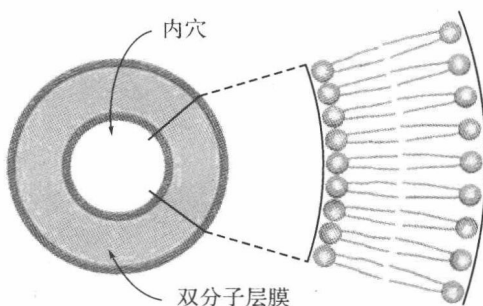


图 2-5 由磷脂形成的脂质体

(引自 Berg J M, *et al.* Biochemistry, fifth edition. W H Freeman and Company, 2002)

Fox 认为,嗜热类蛋白所形成的微球体及其有限的催化能力,是化学进化产生细胞的中间样式。在没有核酸的情况下,这种蛋白质微球体可以看成是最原始的生命形态(朊病毒即由蛋白质一种成分组成)。这些最原始的生命形态称为始祖生物(progenote)。

也有人认为,在生命进化过程中,存在一个 RNA 世界(the RNA world,图 2-6)。RNA 能自我复制并能催化少数反应。当 RNA 被包裹至脂蛋白囊泡内时, RNA 生命形态就进化成了最早的细胞生命形态。由于生命活性需要高效且精确的催化剂,在进化过程中,蛋白质(酶)逐渐取代了 RNA 的催化功能, RNA 从行使编码和催化双重功能简化为只行使编码功能。由于生命活动需要稳定的遗传信息,在进化过程中, DNA 又逐渐取代了 RNA 的编码功能,最后 RNA 只起 DNA 与蛋白质之间的桥梁作用。细胞膜、蛋白质(酶)和核酸有机组合,就产生了原始原核生物(eugenate)。在大约距今 35 亿年的沉积岩中,已发现原始原核