

高等学校教学用书

微生物學

下 冊

М. В. Федоров 著

張天伏等譯

財政經濟出版

高等学校教学用书



微生物学
下 册

M. B. 斐多罗夫著

張天伏等譯

財政經濟出版社

本書係根據 1949 年蘇聯國營農業出版社 (Государственное издательство сельскохозяйственной литературы) 出版生物科學博士斐多羅夫 (М. В. Федоров) 教授著的「微生物學」(Микробиология) 第四版(修正增訂版)譯出。原書經蘇聯高等教育部審定為高等農業學校用教科書。

全書計二十章,分上下兩冊出版。

參加本書翻譯工作的為東北農學院蘇聯教材翻譯室張天伏、呂文清、張祖慶、徐承鐘四位同志;參加校訂工作的為該校農學系土壤肥料教研組董輔仁、余容錫、林伯羣、川瀨四位同志。

微 生 物 學 下 冊

(全二冊)

[蘇]M. B. 斐多羅夫著

張天伏 呂文清 譯
張祖慶 徐承鐘

*

財政經濟出版社出版

(北京西總布胡同7號)

北京市書刊出版營業許可証出字第60號

中華書局上海印刷廠印刷 新華書店總經售

*

850×1168 耗 1/32 · 8 3/4 印張 · 204,000字

1953年8月第1版

1956年10月上編第4次印刷

印數:10,001—12,500 定價:(10) 1.30元

統一書號:13005.25 53.8.京型

下 册 目 次

第三編 微生物生理學各論

自然界碳素轉化的一般途徑.....	207
第九章 醱酵作用.....	212
1. 有機酸的嫌氣性分解.....	213
2. 酒精醱酵.....	214
3. 普通的乳酸醱酵.....	219
4. 乳酸細菌在乳品事業上的利用.....	223
5. 特殊的乳酸醱酵.....	227
6. 食物酸化時乳酸細菌的利用.....	229
7. 丙酸的醱酵.....	237
8. 乙基丙酮醱酵.....	240
9. 丁酸醱酵.....	241
10. 丁基丙酮醱酵.....	245
11. 果膠物質的丁酸醱酵.....	248
12. 亞麻初步加工時丁酸細菌的利用(亞麻的浸漬).....	250
13. 纖維素的丁酸醱酵.....	253
第十章 氧化作用.....	260
1. 分子狀態氫的氧化.....	261
2. 甲烷和其他碳氫化合物的氧化.....	262

3. 脂肪和高級脂肪酸的氧化·····	264
4. 乙醇變為醋酸的氧化作用·····	265
5. 碳氫化合物形成反丁烯二酸的氧化作用·····	269
6. 碳水化合物形成檸檬酸的氧化作用·····	270
7. 纖維素及其伴生物質的氧化·····	272
8. 芳香族化合物的氧化·····	278
第十一章 含氮有機物質的水解與氧化 ·····	280
1. 自然界氮素轉化的一般途徑·····	280
2. 氨化作用·····	283
第十二章 含氮無機物質的氧化及同時發生的從碳酸中吸收 碳的作用 ·····	300
1. 硝化作用·····	300
2. 土壤中硝化作用的特性·····	309
第十三章 有機物的氧化作用及同時發生的硝酸鹽還原作用 ·····	315
1. 直接的反硝化作用·····	315
2. 間接的反硝化作用·····	319
第十四章 不含氮的有機物的氧化與同時發生的分子狀態的 氮的吸收(細菌的固氮作用) ·····	320
1. 好氣性非共生固氮菌的固氮作用·····	321
2. <i>Clostridium Pasteurianum</i> 的固氮作用·····	329
3. 真菌與藻類吸收大氣氮素的作用·····	331
4. 和豆科植物共生的根瘤菌的固氮作用·····	332
第十五章 土壤細菌製品在農業實踐中的應用 ·····	346
1. 根瘤菌粉的應用·····	346
2. 固氮菌粉的應用·····	354

第十六章 硫與磷的轉化	362
1. 硫的轉化	362
2. 磷的轉化	370

第四編 土壤內有機總合體的轉化

第十七章 土壤微生物	373
1. 土壤內細菌的分佈	373
2. 細菌以外的其他微生物在土壤中的分佈	382
3. 土壤細菌與高等植物之間的相互關係	393
第十八章 土壤微生物及土壤中有機物的礦物質化	400
1. 作用的一般方向	400
2. 土壤微生物在土壤腐植質的形成與分解時所起的作用	404
3. 耕作對土壤中微生物作用的影響	416
4. 肥料對於土壤微生物的影響	420
5. 土壤局部滅菌及其對微生物的影響	421
6. 土壤微生物及其生物的有機的無機的綜合體	428
7. 評定土壤肥力的微生物學方法	432
第十九章 廐肥在貯藏中的微生物作用	440
第二十章 水與空氣中的微生物	449
1. 細菌在水中的分佈	449
2. 貯水池中含菌率的分類	456
3. 污水的生物學清潔法	462
4. 細菌在空氣中的分佈	469
(附) 參考文獻	471
俄中名詞對照	472

微生物學

下 冊

第三編

微生物生理學各論

自然界碳素轉化的一般途徑

地面上有機物質的初步合成，是由綠色植物進行的，但是綠色植物在合成作用中只能利用無機態的碳(二氧化碳)與氮(銨鹽與硝酸鹽)，因此土壤與空氣必須經常含有足夠的、可以被吸收的這些重要的有機物元素。但是這種情況只有當上述元素在地面上完成了由無機態轉化為有機態，並由有機態轉化為無機態的這一循環時才可能發生。唯有在這種情況下，才能保證植物最有利的生長，從而保證地面上生命的發展。

威廉士在他的“土壤學”一書中寫道：“從土壤學的觀點來看，生命是有機物質合成與破壞的不斷更迭”。這些作用的更迭有着非常重要的意義，因為由於這種更迭而使得自然界中數量有限的植物無機養料(包括氮在內)在這種轉化作用的循環中變成了無窮無盡的物質。威廉士認為有機物質的合成與分解構成了自然界無機元素與氮的生物小循環。如果沒有植物的發育，那麼在土壤中由岩石風化所形成的可給態的無機元素將被沖刷到海洋中，而且只能以海洋中浮游生物的殘餘參加地質大循環。但是當植物存在時，這些元素便能參加植物生命物質的組

成，而不致被冲刷。反之，如果它們完全被保藏起來的話，那麼因為這些元素在自然界中的數量有限，便會使生命不能按上升曲線而發展。只有轉化的循環才能賦予生命以永無盡止的性質。因此，正如威廉士所指出的，在自然界中才廣泛地存在着重要有機物元素的循環，因為每一種有機物元素的轉化作用都有其特性，所以就應該分別敘述。首先讓我們由碳討論起。碳的循環是非常複雜的，其中還包括許多重要的環節。空氣中含有最簡單的無機碳的化合物（二氧化碳），它可以作為綠色植物碳營養的唯一來源。在葉片的葉綠體內，二氧化碳轉化為最複雜的有機化合物。太陽能是無窮盡的能量的來源。它能使綠色植物把沒有能量價值的二氧化碳轉化為具有極大能量價值的物質：如碳水化合物、蛋白質與脂肪。這種作用對生物界具有根本的意義，它是在下列二種條件下進行的：(1)太陽能照射到地面上；(2)供給綠葉足夠數量的二氧化碳。第一種情況現在正在進行着，而且在數百萬年後也還要不斷地進行。至於二氧化碳，它在大氣中的容量不超過 0.03%。假如二氧化碳僅僅被利用而逐漸轉變為植物體與動物體的有機化合物時，結果植物的發育也將要中止；為了使植物能進行正常的合成作用，必須經常在大氣中補充二氧化碳。二氧化碳常常是通过下列二种方式来补充的：(1)火山噴发，从地球内部噴出二氧化碳；(2)有机化合物的分解并轉變为二氧化碳。后一种方式大家都知道只有在植物与动物死亡之后才可能发生，并且是由于微生物的作用所引起的。

有機化合物的分解在把簡單的無機化合物（二氧化碳和水）大量地合成為有機物質的植物體內即已開始了。這種分解作用是靠呼吸作用進行的，同時也是與有機化合物被分子態氧的氧化有關的。但是在植物體中，合成作用却是大大地超過分解作用。

在動物體內大量進行着有機物質的分解。對動物來講，植物遺體是

化學能的唯一來源。動物自己不能由無機物質構成身體的有機化合物，必須利用既存的有機養料。動物由於要保持體溫與機械運動，所以需要大量的能，因此在呼吸作用中就要消耗大量的有機化合物作為氧化最終產物，便形成了二氧化碳，同時在某種程度內也補充了大氣中 CO_2 的損耗。這樣當動物分解由植物所組成的有機化合物並轉變為二氧化碳時，又在某些程度上還給了植物，供給它們新的碳的養料；但這種補償是比較少的，並且也不能防止二氧化碳自大氣中逐漸消失。如果在地面上只有植物或動物存在時，便可能會有一個時期大氣中所有的二氧化碳都轉變為有機化合物。這種情況之所以不可避免，是因為不是所有的有機化合物都適合作為動物體的養料。例如大量的纖維素與木素便不適合作為動物的食料，而這兩種產物是在植物體（森林的材種）內大量形成的，因此可能在地面上累積起來。除此以外其他動物體所不需要的植物殘渣也可能累積起來。

此種現象之所以沒有發生，是因為在自然界中微生物積極地參加了有機物質的礦物質化。微生物在呼吸與發酵的過程中分解各種有機化合物，並重新把碳轉化為二氧化碳而歸還到空氣中。它們的分解能力超過植物或動物的分解能力數倍以上；這種能力是與微生物利用各種極不相同的養料和驚人的繁殖速度有關的。微生物的每一個生理羣都參加一定的有機化合物的分解作用，但是因為微生物的生理羣很多，所以實際上任何一種有機物質都可以被微生物分解。微生物每個羣的作用都有狹隘的專一性，但一般講來，它們進行着全部有機物質的分解作用，不少的微生物不但能以蛋白質或可溶性的醣類作為養料，同時也能以纖維素、木素、碳氫化合物作為養料。這些特性使得微生物在地面上有機化合物的分解作用中成為極其重要的因素。

碳轉化為二氧化碳歸還到大氣中去，在這一過程中，有時那些放大數千倍之

後才能看到的桿狀和球狀的微小生物所起的作用是非常重要的，維諾格拉斯基用下面一段話已經把這種作用描寫得淋漓盡致。

“在生命所引起的和生命的正常更替所必需的物質循環中，微生物是主要的因素；它們彷彿是各種試劑的攜帶者，甚至也可以認為微生物是有生命的活的試劑，沒有微生物，那末組成這個循環的許多必要的過程便將是不可想像的；我們知道，只有生物的基本特性——繁殖、傳播、適應和遺傳才能保證這些過程的可塑性、自發性和必然性”。

只要微生物的活動受到抑制，就不可避免地有半分解的殘餘物累積下來，例如在沼澤地泥炭形成的過程中就發生了這種累積現象；即是說微生物在有機物質的生物化學礦物質化中具有非常重要的地位。

在有機殘餘物的礦物質化中，人們在工廠的鍋爐內、機車與內燃機內燃燒着的煤、炭和石油也起了極大的作用。

然而參加碳的循環的還不僅限於人類，除此之外還有一個重要環節，假如沒有這個環節，有機殘餘物的礦物質化就不能使所有的碳都回到轉化循環中去。因為一部分二氧化碳不可避免地要形成各種碳酸鹽類脫離大氣。這一環節是和火山噴發、煤氣氣流、礦泥山中經常分出二氧化碳有關係的；因此地殼內無機碳素與空氣中的二氧化碳之間也發生了聯系。因此也使碳的循環過程連結起來了。

這些情況由下列的數字中可以具體看到。根據已有的統計，知道參加地球表面碳素循環的總量為：

1. 土壤中含 4000 億噸
2. 泥炭中含 11200 億噸
3. 大氣中含 6000 億噸
4. 地面上的水內含 164000 億噸

此外，約有 6000—7000 億噸的碳素包含在地球上的生物體內。因

爲地球上的綠色植物每年需要 600 億噸碳酸，而大氣中 $C-CO_2$ 的含量僅爲 6000 億噸，因此如果在大氣中不經常補充這種氣體，那末約經過 37 年後 CO_2 就將從大氣中消失了；從而將引起極悲慘的後果：地球上的植物就不能生存，人類與動物的生命也將終止。由此可知微生物把分解有機殘餘而得到的二氧化碳補充到大氣中去是執行着非常重要的職能，給地球上生命的發展創造了可能性。假如沒有細菌，地球將會很快地變成死的荒漠。

第九章 醱酵作用

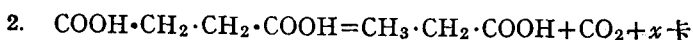
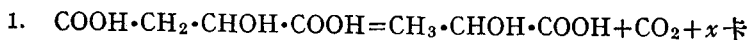
在研究微生物生理學各論時，最好能遵循一個原則，把作為微生物生命活動基礎的各種生化作用由簡單到複雜地依次排列起來。但是做這一工作首先我們要遇到很多困難，用什麼來作為生理學上分類的基礎呢？是能量的互換呢，還是營養型呢？自然無論在那種情況下，也可以草擬一定的方案，使作用由簡單到複雜地排列起來。但是這種方案通常是有條件的，正像在微生物方面我們爭論着什麼是最根本的東西一樣；是細菌的自營型或異營型呢，還是能量的互換呢？這種爭論也是有條件性的，在生理特徵的進化方面自然界沒有給我們任何的指示，根據現代細菌的特點來推測這種進化，對我們來說也是不可能的，因為細菌正如其其他生物一樣經過了一個很長的發展與適應的過程。假使在人類與最初的原生質體之間有無數的中間型的話，那麼誰能確切的說出在現代硫磺細菌與原始生物體之間有着多少中間型呢？因此，目前在細菌生理學分類方面的各種見解都還是有條件的，不過這種條件性並不是意味着我們應該完全拒絕由簡單到複雜的依次地敘述各個作用，相反地我們越是努力進行這種生理特徵的分類，便能更快地獲得預期的結果。因為在細菌生命中能量的作用是原生質組成部分的合成作用以及維持原生質活動狀態的必要條件，它們有着非常重要的意義，所以應該把它們作為細菌生理分類的基础。其次，既然在絕大部分的情況下嫌氣性醱酵比好氣性氧化要簡單得多，所以由嫌氣性醱酵着手也就更方便一些。

1. 有机酸的嫌气性分解

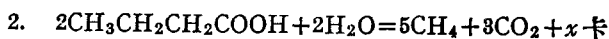
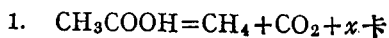
最簡單的醱酵應該是可以形成二氧化碳的有机酸嫌气性分解，例如：蟻酸被 *Bact. formicicum* 分解即是属于这一类的。*Bact. formicicum* 由奥曼梁斯基分离为純粹培养，它是兼性嫌气性小型桿菌。在它的作用下蟻酸可以分解为下面几种产物：



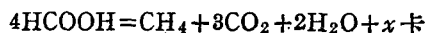
因為以後的研究證明這個反應是可逆性的，所以這種醱酵應該是有機物嫌氣性分解中最簡單的一種。*Bact. gracile* 所引起的琥珀酸與蘋果酸醱酵也同樣簡單，其作用可以由下列總方程式中看出：



在上列二種情況下氫都從羧基上轉移到 CH_2 基上並同時放出二氧化碳。這一過程是奥曼梁斯基研究的嫌氣性細菌引起醋酸和丁酸醱酵的基礎。在醋酸與丁酸醱酵中有機酸分解為甲烷和二氧化碳，其方程式如下：



以上二種醱酵作用都進行得很猛烈，在高溫下，當培養基中僅含有 10 克醋酸鹽時，每小時便能放出 200 c. c. 的碳酸氣和甲烷的混合氣體。當細菌引起蟻酸醱酵時也可以形成甲烷，不過在還原作用時，這似乎要複雜一些，因為要從四個分子的蟻酸中才能形成一個分子的甲烷，其方程式如下：

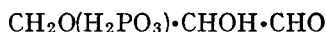
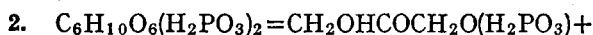
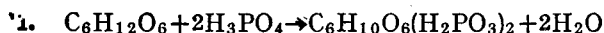


羧基中氫的活化並將 H_2 轉移到主要的基上是上述各種醱酵作用的基礎；因此也可以把這些醱酵作用列入最簡單醱酵作用之中，由這些最簡單的醱酵作用逐漸發展為比較複雜的有機物嫌氣性分解，它們的發展似乎是通過各種不同的方法

而进行的。最后，即产生了現在細菌所引起的各种碳水化合物化合物的醱酵。分解甘油酸为醋酸和蟻酸的能力之产生，可能是醱酵作用复杂化的第一个阶段，其方程式如下：



复杂化了的作用的第二个阶段可能与分解己醱六碳鏈为二个分子的丙醱的能力有关。如所周知，这种分解作用不仅需要己醱酶存在，并且还需要有促使己醱与磷酸化合的酶存在；这些酶作用的最終結果可使己醱分解为二个分子的甘油醛，或是分解为一个分子的甘油醛与一个分子的双羥丙酮，其方程式如下：



這兩種物質很容易繼續轉化而產生各種物質，這些物質是現在所知道的醱酵作用（乳酸醱酵、丁酸醱酵與其他等）中的最典型的產物。自然，根據醱酵作用逐漸複雜化的這種次序，還完全不能由歷史觀點上來解決關於微生物醱酵特性演變的問題。醱酵特性的發展很可能是用其他方法進行的，並且各種醱酵類型也可能是同時出現的，可是在這一問題上，自然界並沒有給我們任何的啓示。

2. 酒精醱酵

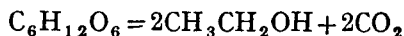
脫氫作用是嫌氣性醱酵作用的基礎，在嫌氣性細菌和真菌的各種醱酵作用中表現得尤其明顯。

醱酵作用的各個過程在酵母菌（*Saccharomyces*. 見圖 92.）和某些其他細菌（*Sarcina ventriculi* 與 *Thermobacterium mobile*）所引起的酒精醱酵之中，最容易發現。

酵母菌細胞內含有極複雜的呼吸酶的綜合體；當它們在沒有氧的環境內發育時，便能通過酒精醱酵而獲得進行生命活動所需的能；當它

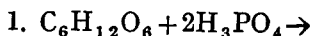
們在氧充分的環境中生長時，那末好氣性的呼吸便代替了嫌氣性的呼吸(酒精醱酵)。

我們已經知道在酒精醱酵時，己糖的分子可分解為酒精與二氧化碳，拉瓦錫認為它的化學變化如下：

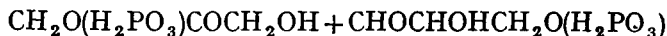


但是這個方程式僅僅得出了一個總的結果(確是沒有完全包括)。酒精醱酵的過程是非常

複雜的；正如多次的研究工作所證明的，在醱酵過程中形成了各種不同的中間產物(其中大多數已被確定)，並有很多種類的酶參加。其中有些酶起着輔助作用，而另一部分却是主要的，在醱酵作用的各階段中有着決定性的意義；參加氫與磷的轉化的各種酶即屬於這一類。醱酵的各個過程如下：首先是磷酸與己糖分子的化合，並形成單磷酸己糖，單磷酸己糖再繼續與磷酸分子化合，轉變為二磷酸己糖：



這個作用是和氫的轉移同時進行的，並且是由磷酸酶的接觸作用所引起的，己糖與磷酸的二個分子化合之後，己糖的六碳鏈變得很不穩定，所以丁醇醛酶(或酵己糖酶)可以使其分解為二部分：



從分解過程中可以看出，甘油醛磷酸酯與雙羥丙酮磷酸酯的形成，但是因為在以後的醱酵過程中出現了磷酸甘油酸，而磷酸甘油酸只從磷酸甘油醛中形成，所以證明有一種特殊酶存在，它可以使這些同質異性體相互轉變，因此稱為 Оксоизомеразы，它的作用可以下列方程式

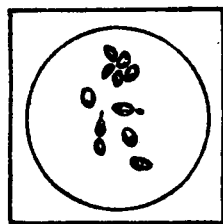
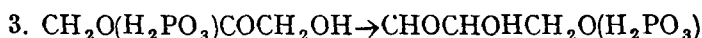
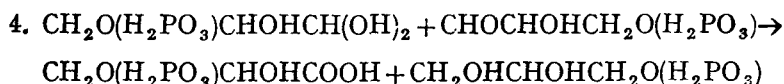


圖 92. *Saccharomyces cerevisiae* 純粹培養
(放大 800 倍)

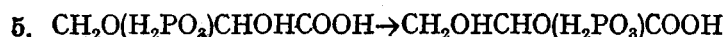
表示之：



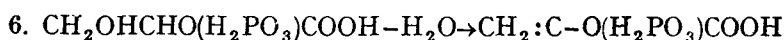
所形成的磷酸甘油醛在輔醇酶的作用之下，繼續經過氧化還原作用，產生(在醱酵醞釀期內)磷酸甘油(其次轉變為甘油)與磷酸甘油酸：



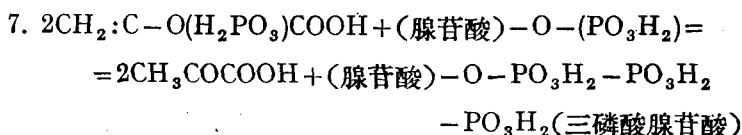
磷酸甘油酸在磷酸甘油酶的影響下進行着異構作用，使磷酸從第三個碳原子轉變到第二個：



此後 2-磷酸甘油酸在烯醇化酶的影響下又轉變為磷酸丙酮酸：

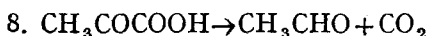


在這個階段中磷酸又分離出來，並將它授給參加醱酵作用中磷酸轉移的一磷酸腺苷酸：

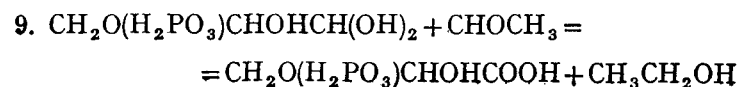


這一作用是由磷酸酶的接觸作用所引起的。

在以後的作用中磷酸從三磷酸腺苷酸中轉移給己糖，並重新形成二磷酸己糖。而丙酮酸在脫羧酶的影響下分解為乙醛與二氧化碳：

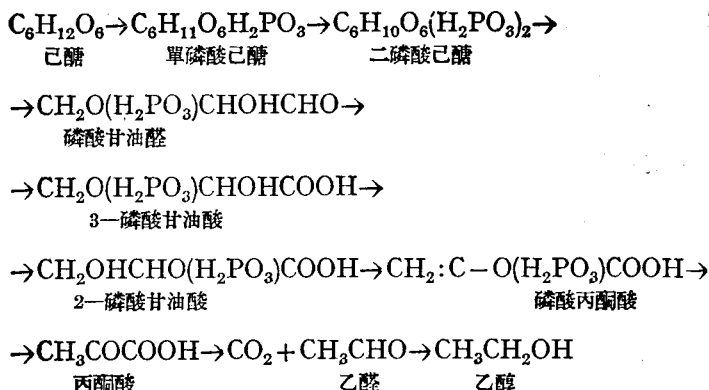


這樣便結束了醱酵作用的醞釀期。此後，有少量的乙醛積累起來，因此在磷酸甘油醛二個分子之間的作用便停止了，並開始所謂穩定的醱酵，這時氧化作用僅在磷酸甘油醛分子和乙醛分子之間進行：



這一作用在酒精醱酵中是主要的環節，並且與氫的轉移有關。而氫的轉移是由輔醇酶進行的。

由酵母菌所引起的酒精醱酵作用，由於這種最終產物的形成就完成了它的醱酵程序，可由下列方程式表示之：



在醱酵的進程中放出少量的能，靠着這種能，酵母菌[註]可以進行生命活動。

酒精醱酵在工業上的應用極廣，因為這種作用是釀酒業、啤酒業、酒精生產以及麵包烤製業的基礎。在這些工業中所用的酵母菌可分為兩個不同類羣：即上面醱酵的酵母菌與下面醱酵的酵母菌，前者的特徵在於能引起猛烈的醱酵作用，而後者開始即沉在底部，只能產生很緩慢的醱酵作用。應用在酒精生產與麵包烤製業上的酵母菌族大部是上面醱酵的酵母菌類(*Saccharom. cerevisiae* II 與 XII 族)；而在啤酒業中却常常利用下面醱酵的酵母菌。

在葡萄釀酒業中酵母菌的作用不像在啤酒業上那樣重要。葡萄汁

[註]從氨基酸中形成雜醇油，其方程式如下： $\text{R}-\text{CHNH}_2\text{COOH} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{R}-\text{CH}_2\text{OH} + \text{CO}_2 + \text{NH}_3$ ，其形成和蛋白質被酵母菌的合成有關。