

自养細菌的生物化学

H. 李 斯 著

科 学 出 版 社

自养細菌的生物化学

H. 李 斯 著

赵 可 夫 譯

科 学 出 版 社

1960

13298

HOWARD LEES, Ph. D.
BIOCHEMISTRY OF AUTOTROPHIC BACTERIA
London Butterworths Scientific Publications, 1955

內 容 簡 介

本书为英国 Aberdeen 大学生物化学系著名微生物学教授 H. 李斯所著。全书共分九章，詳尽而深刻地介绍了自养細菌——非光合作用硫細菌、氫細菌、硝化細菌、化能合成細菌和光合作用細菌的新陈代谢生物化学本质、能量传递、化学組成和营养条件。并且創造性地闡述了生物的自养途径；自养生物的进化和相互关系以及自然中的自养細菌等問題。該书材料丰富，內容新穎，是一本專門讲述自养細菌的专著。

本书适于作生物化学工作者、植物生理学工作者、微生物学工作者，以及生物化学系、生物学系和有关系科的大学生們的重要参考书。

自 养 細 菌 的 生 物 化 学

H. 李 斯 著
赵 可 夫 譯

科学出版社出版 (北京朝阳門大街 117 号)
北京市书刊出版业营业登记证出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

1960 年 3 月 第 一 版
1960 年 3 月 第 一 次 印 刷
(京) 0001—7,000
书号: 2125 字数: 65,000
开本: 850×1168 1/32
印张: 2 5/8

定价: 0.41 元

序

自养細菌在任何一本微生物生物化学教科书中都分配的不足；結果使它們的有意义的生物化学問題被大学生物化学学生們和(坦白的說)他們的講師們所忽略或者根本不理會。本书企图来弥补这种状态。此书主要意义是从容易理解的方面向一般学习生物化学的大学生們或生物化学的研究者介紹自养細菌；因为它的目的是对这些学生們，故本书的重点全在生物化学方面，微生物形态学和“一般細菌学”討論的不多。

假如反对将很不完整的自养細菌的生物化学現代知識写成一本书时，我将用 Boswell 的話来回答，即“假如一个人要等到他把这些零碎的軼事編成一系統时，我們可以獲得它們，但較我們应当得到的就要少得多了”。的确，在第八章中我即企图‘把这些零碎的軼事編成系統’，但此系統是否是唯一可接受的只有进一步研究后才能确定。

我必須向 J. H. Quastel 教授致謝，他第一个促进和培养了我对自养細菌的兴趣。我也从在一起進行討論的 T. Y. Kingma Boltjes 教授，Jane Meiklejohn 博士，H. G. Thornton 博士，M. D. Appleman 教授，H. L. Jensen 博士和 J. R. Simpson 君处收益不少。还要感謝最后三位，他們进行了校对和改正錯誤的繁雜工作；其余由作者負責。

首先我必須讚揚 W. O. Kermack 教授的豪爽和真摯的忠告、帮助和鼓舞。凡是与他在一起工作的无不从其科学見解和科学精确性上获得教益。所謂“我們自己的”許多科学观念，实际上都是来自他的，此点我們大家都时常忘掉了(与他一起工作的我們繼續在忘掉)。

H. 李斯 亚伯丁，1955年2月

目 录

序	i
第一章 緒論	1
第二章 生物的自养方法	3
第三章 非光合作用硫細菌	16
第四章 氫細菌	28
第五章 硝化細菌	35
第六章 其他化能合成細菌	46
第七章 光合作用細菌	48
第八章 自养生物的进化及其相互关系	58
第九章 自然界中的自养細菌	64
附 录 卡尔文循环	76

第一章 緒 論

自养細菌的存在是容易証明的。溶解 2 或 3 克磷酸鉀于 1 升自来水中,加 1 滴試剂“二价鉄”,用苛性鈉(氫氧化鈉——譯者)調整 pH 至 7.5 左右;然后加入 2—3 克碳酸鈣和半克硝酸鈉。取 50 毫升此种制备液分別装入 2 个 250 毫升之錐形瓶中。一个加入一刀尖的花园土壤。用棉花将两个瓶口塞上(阻止尘埃进入和减少蒸发)放在黑暗温室中。1 个月以后分析瓶內的物质就会发现无土壤瓶中亚硝酸盐之浓度实际上沒有变化。加入土壤的瓶中則沒有亚硝酸盐,代替亚硝酸盐的是近似等量的硝酸盐。此外,将 1 或 2 毫升該瓶之含有物加入原来的 50 毫升磷酸鉀与碳酸鈣的制备液中,经过相当长時間以后,其中也会发现亚硝酸盐到硝酸盐的轉变。此种現象可以无限的繼續下去。无论何时,用显微鏡观察該瓶之內含物都会发现一些微小的細菌聚集在碳酸鈣顆粒的周围。这种培养基完全是无机的;因为經過几次接种以后从一点点土壤中可能带来的食物实际上已沒有了。在显然缺乏食物的培养中細菌在进行生活、生长和繁殖。問題来了:它們依靠什么生活呢?

答案是因为經過几次接种以后出現一些不大純的自养細菌硝化細菌 (Nitrobacter), 它們的“食物”是能够氧化为硝酸盐(利用大气中的氧气)的亚硝酸盐。此反应所释放的能量硝化細菌用来还原大气中之二氧化碳,使二氧化碳的碳变为細胞組成有机物質的碳。硝化細菌的“食物”除一些矿物元素外,一般尚有亚硝酸盐,氧和二氧化碳。它是一种自养細菌,是一种能够完全在沒有有机化合物的环境中,用較原始的方法生活、生长和繁殖的細菌。有許多种这样的細菌;有的利用无机物氧化所释放的能量(如硝化細菌即是),有的利用光能,去还原二氧化碳达一定水平,以形成多种多样的有机化合物来建成活細胞,除矿物質元素、能(光或一些无机

化合物)和二氧化碳以外,則不需要任何“食物”了。

有几种研究此类細菌的方法。可將它們分离成細菌学要求的細菌純培养,使它們在矿物質液体培养基中或由矽胶或琼脂凝固成的矿物質培养基上生长。可借重复培养在完全无机培养基中,使它們能生长在丰富的培养基上(通常在无机培养基中进行重复培养不可能制成自养細菌之純培养;因为自养細菌細胞死亡和分解后游离出之有机化合物能够形成易污染的异养細菌,即“普通”細菌的“食料”)。或者研究其在土壤中的自然习性;研究此类細菌的一般技术为土壤过滤法(Lees 和 Quastel, 1946; Lees, 1949; Quastel 和 Scholefield, 1951)。此种技术广泛应用由自养細菌所引起土壤化学变化上;然而,对目前要求來說較之另外两种則是一种价值不大的技术,因为此种技术一般不能获得有关細菌生化方面問題的答案。故注意力必須集中于由自养細菌培养研究所得之結果。

自养細菌仅需要一小部分无机化合物去作用全部化合物之合成以建成活細胞,显然提出了极有意义的生化問題。直到現在必須承認这些問題大部还未解决。理由很简单,所有的自养細菌研究起来都很讨厌。产量通常很低(硝化細菌最高产量为每升培养液为0.02 克細菌)并且培养細菌通常易遭到突然的死亡。不必惊奇,假如困难不大时生物化学家們即会在其研究上注意力轉移到較有意义生活物質的起源上。希望这本书在此比較疏忽的方面能引起一些实际的兴趣。

最后,是关于本书所引用之参考資料問題。无意义的文献是沒有的;特别是关于較老分类方面的文献一般都省略了,因为都可以在許多細菌学教科书中找到。許多資料都是很珍貴的現代自养細菌方面的資料,特别是生物化学方面的資料。

参 考 文 献

- Lees, H., & Quastel, J. H. (1946) *Biochem. J.* **40**, 803, 815, 824
Lees, H. (1949) *Plant and Soil*, **1**, 221
Quastel, J. H., & Scholefield, P. G. (1951) *Bact. Rev.* **15**, 1

第二章 生物的自养方法

自养的字义是“自己撫养自己”。直接說，自养生物是一种能够在沒有其他有机物和自制的有机化合物的环境中生活、生长和繁殖的有机体。另外，它可以无限期的在无机环境即二氧化碳¹⁾是唯一碳源中生活、生长和繁殖。最普通的自养生物是綠色植物；如所周知，将其根浸没于加进各种矿物质元素通气的水中，則它們可以在此种除空气中二氧化碳以外只供給矿物质营养的水培中生长。构造低等的是微小的藻类，它們使不流动的池水变成綠色。确有一些极微小的植物与花园中的植物一样过着自养的生活，它們分散在水中直接通过細胞壁从水中吸取营养物质以代替特殊的吸收系統根。再者，有这样的自养細菌，它如同藻类一样从細胞壁吸取养料。一些如藻类一样有顏色；或者一些根本沒有顏色或一些象藻类发育一样需要光綫，一些能在黑暗中发育。类似藻类的所有的自养生物都能够从不比二氧化碳复杂的含碳物質中合成复杂的蛋白質、碳水化合物、脂肪和組成它們的其他化合物。

这包含着无限的合成能力。当分析自养生物时指出氨基酸碳水化合物、脂肪和小分子的有机化合物吸收光譜較异养生物为多；生物如我們自己的生活、生长和生殖一样都需要預先制备好的有机化合物或复合物。如 Tracey(1954)在其精确的生物化学測定中指出，“所有已研究过的生物中都具有化学上的相似。馬鈴薯、船虫、象和細菌中最丰富的糖多半都是葡萄糖……。許多种别的糖类和 20 种左右的氨基酸合成蛋白質到处都是相同的。”現在此点給我們一个基本的生物化学的概念即所有生物都广闊地依靠相同

1) 或者是一氧化碳，或者是少氧化物。然而，从定量上来看，在自养生物的范围內二氧化碳作为无机碳源的重要性是压倒一切的其他碳源通常都因其簡單而不被采用。

方式生活；所有的生活細胞都是由20种左右氨基酸的聚合体(蛋白質)、一些六碳糖的聚合体(多糖)、或多或少直鏈脂肪酸的甘油三酸脂(脂肪)与另外一些小分子有机化合物、无机盐和水結合起来組成的。虽然基本单位通常保持相同点,但由它們所形成之聚合体可能很不相同。动物肝的葡萄糖的聚合体肝糖,葡萄糖分子的鏈是分枝的好似树的分枝,具有不同于植物直鏈葡萄糖聚合体纖維素的特性。蛋白質在一个动物的毛髮和肌肉中可以有很大的不同,广义的說毛髮的氨基酸組成和肌肉蛋白的組成氨基酸相同;在氨基酸的排列上則两种蛋白質中間是不一样的。

自养生物和异养生物之間的差別具有許多小的特征,以往此种概念即为人們所理解。这两类生物都能將简单的化合物制造成高度复杂的化合物;正因为如此高等异养生物如人类之生活、生长和生殖理論上在任何情况下仅需要水分、无机盐、十种左右的氨基酸和一些微量的維他命。甚至在人类中,复杂的蛋白質和多糖在通过腸壁吸收进入身体以前通常先分解成它們所需要的氨基酸和糖。自养生物不同于异养生物之处是它們的制造有机物質的能力,自养生物細胞的所有小分子有机化合物建成物質,不需要任何外界有机化合物的帮助,而是来自二氧化碳和一些重要的矿物质如氮、磷、硫和其他种种金属元素。

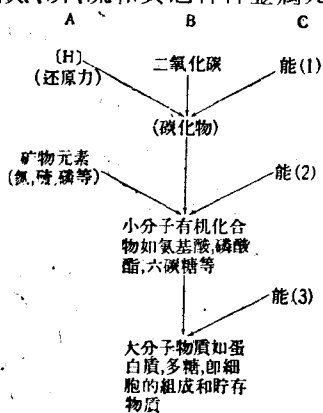


图1

但是由二氧化碳建成小分子有机化合物即使轉化中所需要的酶类全部存在着,这种变化也不是自发进行的。因为細胞化合物中的碳較二氧化碳中的碳还原的厉害,所以必然需要一些还原能源;因为二氧化碳还原到一定‘氧化水平’其中的碳被建成細胞化合物是一个内生(endergonic)过程(消耗能量)。从小分子有机物質形成蛋白質、多糖和脂肪的过

程也不是不需要供給能量的。此种情形用图解表示在图 1 中。

当然这是一种极为正式的呼吸作用。

箭头不表示一个单独的反应,它們包含許多反应步骤;[H]不代表氢,但代表氢攜帶的还原能力(即 DPNH , TPNH)¹⁾; CH_2O 不能代表任何特别的化合物,仅仅是用 CH_2O 符号来代表一些碳化物(或复合物)的产物中的碳的氧化水平。虽然这个略图很简单但是图 1 确能够很好的說明有关自养細菌的一些問題。

一个自养細菌能够在唯一碳源二氧化碳的环境中无限地生活、生长和繁殖;它的組成过程不需要预先制备好的有机化合物;它可以从頂到底渡过图 1。另外,一个异养細菌則不能如此。至少一个有机化合物,或者一些糖或一个特别的氨基酸必需在細菌发育以前供給。异养細菌(或者一般的异养生物)为什么需要预先制备好的有机化合物或复合物有两个理由。化合物是細菌代謝中重要的組成成分,然而組成成分細菌是不能从对它有效的最初物质合成。“生长因子”和“必需的氨基酸”都属此类。另外,化合物之所以需要是因为細菌能够分解它从中取出能量,以后能量可以用在組成上(图 1 中之能(1)、(2)和(3))。在异养細菌中需要有机化合物以滿足此种目的是绝对的。这种需要可能是十分不明确的;在逐一对比实验中指出个别的异养細菌品系当有机酸的作用是一个主要的代謝物或者是一个前驅时能在全部有机酸范围之任何一种中同样生长的很好。纵然不管利用广大范围有机酸作为能源的一般能力大小,但是所有异养生物都是需要有机酸作为能源的;在沒有这些作为能源的条件下它們即不能生长;在有这些物质作为能源的条件下它們的生长則受能源供給能量之多少所控制。另外,自养生物在仅有二氧化碳作为碳源的环境中,能够无限的生活、生长和繁殖。二氧化碳不是一个有机化合物,在任何情况下不能被分裂产生能量,故自养生物构成作用所需之能量,必然要来自有机化

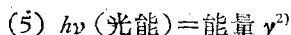
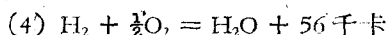
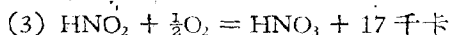
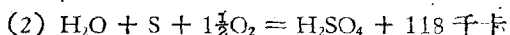
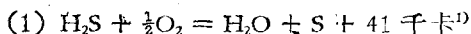
1) DPNH 和 TPNH 代表还原型的輔酶 I 和輔酶 II。氧化型的用 DPN^+ 和 TPN^+ 表示之。

合物分解以外的能源。的确,自养细菌从光或无机反应所放出能量中获得其需要之能量,所以它被解释为“不能利用有机化合物,作为最初能源的有机体”。这个定义暗示出异养生物是“利用有机化合物作为最初能源的有机体”,这个确实较我们原来的定义“在二氧化碳为唯一碳源的环境中能够生活、生长和繁殖的(有机体)”要有意义的多。

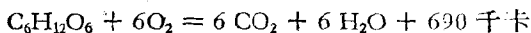
了解为什么第二个自养生物的定义比最初的一个有意义,可以重新注意图 1,它不仅是一个总结了所有生活有机体活动的概略图案,同时又是一个繪出了自养生物和异养生物之间差别的图表。在重新考虑中我们来详细从右边开始从上到下审查图表的三个部分。

能量(1)、(2)和(3)(C栏)

在自养细菌中这种能量来自(如我们已经知道的)非有机能源。此种能量的代表为



在异养细菌中能量则来自有机化合物的分解,即葡萄糖氧化成二氧化碳和水:



现在可以很好的认识到在异养有机体中由葡萄糖氧化结果所产生之能量不是变为一般的热量而是以高能键如高能磷酸键的能量贮存起来;贮存的能量以后可用之于图 1 所示之组成步骤的能量(包括能(1)、能(2)和能(3))中。根据一般比较生物化学可以推测自

1) 1 千卡 = 1000 卡 = 4.2×10^{10} 尔格。

2) h = Planck 氏常数 (6.54×10^{-27} 尔格/秒), ν = 光频率振动次数/秒。对红光来说,能量约为 40 千卡摩尔量子,即 6×10^{23} 光子。

养生物所进行的无机轉化作用同样的要产生高能鍵，能够供給組成步驟所需的能量。很遺憾高能鍵的产生仅在一个自养細菌中被研究过(硫杆菌，参看第三章)；更遺憾的是关于实验結果之真实性仍然具有巨大的爭論。無論如何，最后的结果(Umbréit, 1954)有力地証明在 *Thiobacillus thio-oxidans* 中氧对硫的氧化作用与具有高能磷酸鍵性能的有机磷酸酯的产生是相伴而行的，同样与每一个自养細菌相伴而行的最初能量产生反应 (P. E. R.) 知道的不多，因为没有一个曾經認真的想把它找出来。假如将来的实验在自养生物(硫杆菌除外)，中磷酸鍵能的产生失敗而能实现它們的 P. E. R. 則这种失敗即簡單的証明 P. E. R. 的完成引起磷酸鍵能的产生。它可以很好的証明在自养生物中 P. E. R. 完成結果所产生的能量以高能硫鍵貯存起来而高能硫酸鍵在組成过程能量貯存和能量消費中間仅仅是暂时生活的能量携带者。这是一个推想，自养細菌必定能够不涉及有机化合物而完成特殊的 P.E.R.¹⁾，另外，能够轉递非有机的 P. E. R. 产生之能量供給能量的消耗，新鮮細胞物質所进行之組成过程是从二氧化碳精巧制成的。

当我们主要进行比較自养生物和异养生物的时候，則可以发现一个很明显的問題。自养生物能够依靠由光或簡單无机物的轉化所供給之能量生活、生长和繁殖；异养生物則不能。这是因为异养生物不能擄获光能和不能进行簡單无机物的轉化嗎？或者是因为异养生物不能轉变到由光擄获的或由无机的轉化中释放的能量給組成过程？全然，第二个解释似乎是更易理解些。显然第一个解释对光能的擄获是解释不通的。許多种异养細菌如著名的 *Pseudomonas* 和 *Xanthomonas* 属的一些种都是光亮的。它們具有显著吸收光能的能力，第二个解释指出，因为色素系統和組成过程間沒有能量的联系迄今尚不能利用任何一点由色素所擄获的能量。第一

1) 每一种自养細菌的 P. E. R. 都是特殊的。 *Nitrosomonas* 从氮氧化成亚硝酸盐获得能量而不能进一步的氧化亚硝酸盐。 *Nitrobacter* 从亚硝酸盐氧化成硝酸盐以获得能量，而不能氧化氮。

个解释在自养細菌当作能源的一些无机的轉变中也都是失败的，因为所发生的一些用作某些自养細菌能源的无机的轉化能由某些异养細菌来完成，虽然这些細菌(假定因为它沒有适当能量联系的机制)在組成上不能利用这种轉化所释放的能量。

例如許多細菌能够氧化分子状态的氫；只有少数能够利用氧化作用(第6頁，第4个問題)释放的巨大的能量作为生活、生长和繁殖之主要能源。氨氧化成亚硝酸，以往認為是只有自养的 *Nitrosomonas* 能够进行，而一些异养生物則很少(Cutler 和 Mukerji, 1931)。最近，Fisher, Fisher 和 Appleman (1952) 已經分离出一种能够在土壤浸出培养液中产生亚硝酸的土壤异养細菌¹⁾。Hutton 和 ZoBell (1953) 曾經指出甲烷細菌氧化氨为亚硝酸。根据 Schmidt (1954) 最初的报告，土壤真菌 *Aspergillus flavus* 生长在胰-葡萄糖培养上时每毫升能产生約 16 微克的硝酸氮；直到这个报告发表以后，自养的 *Nitrobacter* (第五章)才被認為是唯一能产生游离硝酸的細菌。一些异养細菌 *Thiobacillus* spp. 都具有氧化硫代硫酸盐为四硫酸盐的能力；据記載此反应与其他反应不甚一致，因为产生的能量很小 *Thiobacillus* spp. 不完全以此反应作为能源；此即簡單包含着加强异养細菌的无机代謝和自养細菌的无机代謝間的同一。自养細菌 *Nitrosomonas* (Hofman 和 Lees, 1953) 和异养細菌 *Corynebacterium equi* (Lees, Simpson, Jensen 和 Sørensen, 1954) 二者都能将羥氨氧化为亚硝酸。

作为自养細菌最初能源的一些反应的某些异养細菌也可以进行。然而，异养細菌不能利用这些反应作为最初能源，不是因为它缺乏将释放之能量压入組成过程，即因为它们們的組成过程除二氧化碳外尚需要功能上的碳源。此点可以参看图 1 組成过程 B 栏。

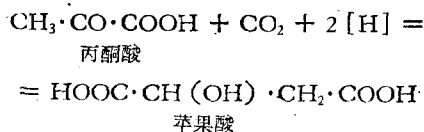
組成过程 (B 栏)

图1的中間一栏图解式地指出如何从二氧化碳建成細胞物質。

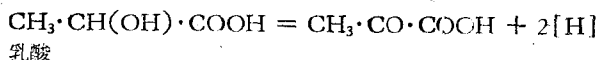
1) 实验指出为 Diazotizer.

此处最重要之步骤为二氧化碳还原至一定的氧化水平 (CH_2O)，粗略說在全部細胞物質中此种氧化水平就是碳的氧化水平；van Niel (1936) 指出，至少在紫色光合作用細菌中，这种氧化水平是极为精确的代表了 ($\text{C}_2\text{H}_3\text{O}$)，但 (CH_2O) 可以很好的适用于我們現在的要求。

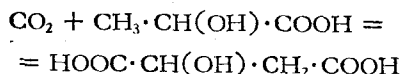
严格自养細菌不同于异养細菌的不是它們的利用二氧化碳作为碳源的能力而是它們不能利用別的东西的能力。某些异养有机体能够借苹果酸酶系統所催化之羧化反应将二氧化碳結合到細胞物質中：



但在此有机体中表示还原力量的“ $2[\text{H}]$ ”基本上是从有机原料获得的，即乳酸經過乳酸脫氫酶調节作用获得的：



相加两个方程式，則知具有适宜酶系統的生物体能够結合二氧化碳在乳酸中产生苹果酸：



的确，异养細菌在此种情况下結合二氧化碳于其組織中，但这种过程不是一个真正的二氧化碳的同化作用¹⁾。假如二氧化碳被新鮮細胞物質用作碳源，則它必須还原到 CH_2O 的水平。乳酸的實驗式为 CH_2O ，而苹果酸为 $\text{CH}_{1.5}\text{O}_{1.25}$ 。我們已經利用加二氧化碳于乳酸中排除了碳氧化作用的应有水平。苹果酸酶和乳酸去氫酶合作擄获二氧化碳，假如产生之苹果酸最后还原为琥珀酸，則可以說結果产生了碳的同化作用。在异养有机体中此种还原能力仅能由

1) “同化作用”的意思是二氧化碳的还原性的擄获，即从二氧化碳形成 (CH_2O)。二氧化碳非还原性的擄获，即从 $\text{R} \cdot \text{CH}_3$ 形成 $\text{R} \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{COOH}$ ，可归之于“二氧化碳的固定”。

有机物质的氧化产生,即乳酸氧化成丙酮酸,而且发现一定量的氧化水平高于细胞组成(供给必需的还原能力)有机化合物通常较由二氧化碳同化成的含碳量多。自养有机体二氧化碳同化所必需之还原力完全不来自有机原料;所以自养生物,但不是异养生物,而且是真正的新有机(细胞的)物质的产生者。

可以推测,有的细菌(即氢细菌)是兼性的自养细菌。在沒有有机物质的培养基中它们可以将氢氧化能水并且依靠所释放之能进行自养生活;在一般含有糖、氨基酸、蛋白胨等“异养”培养基中,它们和正常异养细菌一样生活。有的细菌甚至在异养培养基上不能营异养生活;其中大部分在本书另外一部分中曾經討論过。例如硝化细菌 *Nitrosomonas* 是由二氧化碳和所有一般的氨基酸之氨 (Hofman, 1953) 建成的,据悉,假如供给它时它仍然一点也不能利用这些氨基酸。不是由于细胞壁不能透过除二氧化碳和重碳酸盐离子以外的碳化物,即是细胞的代谢完成的很巧妙,以致外界加入之化合物不能被结合进去。这种细菌似乎完全需要二氧化碳作为碳源。然而很奇怪,有許多异养细菌需要二氧化碳,当然不是绝对的,特別在它们的生长初期。假如不供给二氧化碳时則某些异养细菌幼年培养不是生长的不好就是完全不能生长 (Knight, 1945)。最近对 *Clostridium Kluyveri* (Tomlinson 和 Barker, 1945) 的工作指出在以乙醇、醋酸盐和二氧化碳(包括游离的二氧化碳、碳酸盐和重碳酸盐)作为碳源的培养基中它的生长在 $1/300$ 克分子浓度以上和二氧化碳浓度成正比;也和二氧化碳结合成细胞物质质量成正比。在这种培养基中,25% 以上的细胞碳是从二氧化碳得到的。

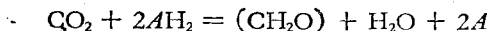
生长因子

有可能去想象,有的异养有机体从二氧化碳建成其全部细胞物质,并且只利用有机化合物供给能量和二氧化碳同化的还原能力。另外,我們知道許多异养细菌的确不能如此因为某些特殊有机化合物必須在有机体生长以前供给。在这种情况下化合物或者轉变成某些重要的代谢产物而有机体則不能从有效的碳源建造它自

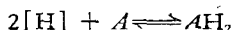
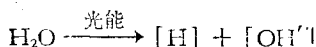
已。任何一种自养細菌都需要“生长因子”嗎？直接說，不，因为自养細菌的定义是能够用二氧化碳作为唯一的碳源而生存。但是，Woods 和 Lascelles (1954) 指出的論点是非常有力的。某些氧化氢的細菌，某些光合細菌，或者硝化細菌之最适生长也需要微量的生长因子；这些有机体类(特别是第 1 和第 3 类)的自养細菌的定义显然仍是沒有理由的。根据这个理由 Woods 和 Lascelles 指出一般自养細菌的定义，二氧化碳是唯一碳源的概念应代之以二氧化碳是主要的或大部分的碳源。当然，要小心应用修正后的定义；对那些必須以二氧化碳作为碳源的自养有机体这个名詞还必须保留。假如分类是依据有机体对有机物质之需要量时，則最后决定去描述一个有机体是自养生物还是异养生物只限制依据一个問題。根据这个观点我們的第二个自养生物的定义如“不能用有机化合物作最初能量的有机体”較好，因为它不包括需要少量有机化合物作为生长因子的有机体。

还原能力 [H] (A 栏)

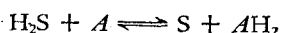
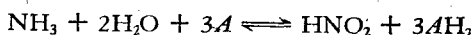
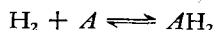
图 1 中的各栏在上几节中已經討論一些了。在异养生物中某些有机酸的氧化作用由 DPN^+ 或 TPN^+ 产生 DPNH 或 TPNH ； TPNH 或 DPNH 以后用作还原其他化合物并再产生 TPN 和 DPN 。的确这些携带者同样产生在自养細菌中。我們称此种载体为 A 。当自养生物进二氧化碳同化时，还原状态的载体 (AH_2) 被氧化：



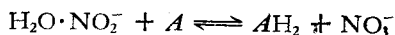
現在問題是，自养細菌如何再产生还原状态的载体者？当最初供給之载体被氧化而二氧化碳同化終止时，它們必須如此。在光合細菌中，以及在綠色植物和藻类中，只有一种方法是可能的；光能一定用在将水分裂成一个还原性的化合物和一个氧化性的化合物，后者以后消失到某方面(參看第八章)而还原性的化合物去还原载体：



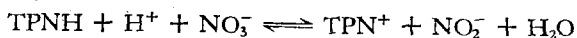
(关于这些不常见的光合作用术语, 必须指出以上所用之 H 和 OH 仅仅表示高还原能力基团和高氧化能力基团。这些基团形式不够正确。实际上显然 H 是 $-S \cdot H$ 和 $[OH]$ 就是 $-S \cdot OH$, 但此点尚未充分证实。) 在氢细菌(第四章)、氢氧化细菌(第五章)和氧化亚硫酸盐为硫的非光合作用细菌中, 无论如何从理论上从 A 产生 $4H_2$ 需要之还原能力是由其本身基质供给的:



通常假定具有适宜的酶系统。例如在 *Nitrobacter* 氧化亚硝酸盐为硝酸盐的情况下, 基质本身甚至就不含有氢, 故可以假定包含着一个水化状态的基质:

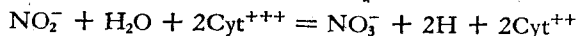


这个公式简单而又引人注意; 缺点为它们是可逆的平衡式, 实际上, 假如反应应稍微向右边进行, 则 AH_2 的浓度将保持一个不应有的低值。例如 *Neurospora* 的硝酸盐还原酶所催化之反应



但是, Nason 和 Evans (1953) 指出, 反应平衡完全倾向产生亚硝酸盐的一边, 因为 $TPN-TPNH$ 系统之 $rH^{(1)}$ 约为 4.0, 而 $NO_2^- - NO_3^-$ 系统之 rH 在 $pH 7$ 约为 3.0。

一个可采取的理论为在某些细胞色素²⁾ 系统存在情况下基质被氧化, 即



而磷酸键能(或者其他类型的化学贮存能)是借分子氧所进行的细胞色素到高价类型的氧化产生的:

1) 对任何氧化还原系统而言, 在平衡时 rH 都代表氢气压力之反对数(可能是理论上的)。根据作者见解, 在表示氧化还原系统特性上远较其他术语有用(参看 *Multi-enzyme Systems*, by Malcolm Dixon, Cambridge Univ Pr., 1949)。

2) “细胞色素”是一种结合一种金属或许多种金属的末端氧化酶系统能以二价状态存在而也能从低价转变到高价中产生高能键。