

(英) P. J. 拉奇 著



甲基营养和 甲烷形成

科学出版社

甲基营养和甲烷形成

〔英〕P. J. 拉奇 著

许宝孝 译

程光胜 校

科学出版社

1987

内 容 简 介

本书是产甲烷菌与甲基营养微生物生理生化方面的专著。通过甲烷形成与甲基营养这两个过程介绍了产甲烷菌、甲基营养细菌和甲基营养酵母菌的生物化学和生理学及其在生物工程上的应用。全书内容包括：代谢C₁化合物的微生物生物学和生态学、产甲烷菌生理学和生物化学、甲基营养菌生理学和生物化学、甲基营养酵母菌生理学和生物化学以及产甲烷微生物与甲基营养微生物在生物工程上的应用等5章。全书内容新颖，概念清楚，文字简洁，通俗易懂。每章都列有参考文献，在本书末介绍了进一步阅读的资料。

本书可作为高等院校微生物专业、生物化学专业和有关专业的研究生与高年级学生的参考书或教材，也可供农业院校农村能源与环境保护专业以及其它有关专业师生和有关科技人员参考。

Peter J. Large

METHYLOTROPHY AND METHANOGENESIS

Van Nostrand Reinhold (UK) Co., Ltd. 1983

甲基营养和甲烷形成

〔英〕 P. J. 拉奇 著

许宝孝 译

程光胜 校

责任编辑 王惠君

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院科技印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行

各地新华书店经售

1987年8月第一版 开本：787×1092 1/32

1987年8月第一次印刷 印张：4

印数：0001—2,300 字数：87,000

统一书号：13031·3453

本社书号：5181·13—9

定价：1.00 元

译 序

产甲烷菌和甲基营养微生物是两群在生物学、生态学和生物工程学上非常重要的微生物，是两个完全不同的类群。产甲烷菌是严格的厌氧菌，它属于古细菌，在生物化学上有许多独特之处。而甲基营养的细菌和酵母菌是需氧的，只有甲基营养细菌中的某些光合细菌是例外的。甲基营养微生物对 C_1 化合物的代谢转化途径也有若干非同一般的地方，所以也是一个独特的类群。

英国Hull大学P. J. Large写的《甲基营养与甲烷形成》一书介绍了产甲烷菌和甲基营养微生物代谢的各种生物化学反应途径，是一本以教科书形式论述产甲烷菌和甲基营养微生物代谢的专著。为了引起读者深入研究的兴趣，作者还介绍了这两个领域中一些正在探索的前沿课题。

由于本人的专业知识与翻译水平有限，加之，本书涉及到好几个不同学科的知识，所以，译文中难免存在错误与不妥之处，请读者批评、指正。

译 者

前 言

这本小册子试图给已经具有生物化学和微生物学基础（大学1—2年级水平）的读者一个概念：即，甲烷、甲醇以及有关的一些化合物在微生物界具有生态学、生物化学、生理学和生物工程学等多方面的意义。因为本书涉及到几个不同的学科，所以，读者可能会碰到不熟悉的术语。书末的术语词汇表对其中较难理解的一些术语作了解释。

本书是在承担了繁重的教学任务期间写的，因此，尽管有许多同事对本书提出了有益的意见，但还可能会不知不觉地出现错误。由于我没有合著者，所以，这些错误理由我一个人来负责。

我要感谢看过我的全部或者部分手稿的朋友、学生以及同事们：Charlie Bamforth, Rick Gibson, Jeff Green, Theo Hanson, Wim Harder, Geoff Haywood, 尤其是Hans van Dijken。敬爱的Hans，我给了您一个很繁重的任务，而您非常客气，没有抱怨。您的想法和建议使此书有了很多改进。衷心地感谢您，给您添了麻烦。我非常珍视这一切，我还要感谢这套丛书的编者，Jeff Cole和Chris Knowles，他们帮助我把原来难懂的话写成平铺直叙的文体。我收到的所有意见，都对我修改本书提供了帮助。我感谢Marten Veenhuis提供了图4-2。我还要感谢Chris Anthony, Hans Duine, Ortwin Meyer, Rod Quayle, Hans van Dijken, 以及Leu Zatman在出版

前为我提供了有用资料。我还应对Susan Wheeldon表示感谢，大部分稿子都是她打字的，而且非常耐心地作了全部修改与勘误。

P. J. 拉奇

1982年8月于 赫尔

缩 写

ATP, ADP	分别为腺苷 5-三磷酸和腺苷 5-二磷酸
EC	酶学委员会的编号数字. 这是按照纽约科学出版社在1978年出版的《酶的命名》这本书中所指定的数字来鉴定酶的一种方法
FH ₄	四氢叶酸
GSH	还原态谷胱甘肽
NAD ⁺ , NADH	分别为氧化态和还原态的烟酰胺腺嘌呤二核苷酸
NADP ⁺ , NADPH	分别为氧化态和还原态的烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸
NAD(P ⁺), NAD(P)H	表示NAD ⁺ 或者NADP ⁺ , 或者NADH或者NADPH可能参与某一反应的符号
Pi	无机正磷酸

图表中用的其它缩写, 均在各自的图表说明中下了定义.

微生物名称 为避免混淆起见(因为本书中有许多多的属名是以字母M开头的), 双名一般是不简写的. 假如属名是用单个字母来简写, 那就可以认为, 该属与前面刚提到过的属是同一个属. 要是微生物的名称由该属的属名加上它后面的菌株名构成, 而不是由属名与种名组成, 例如, *Pseudomonas* AM 1, 那就不用单个字母来简写.

目 录

译序	(i)
前言	(ii)
缩写	(vi)
1. 代谢C ₁ 化合物的微生物生物学和生态学.....	(1)
1.1 引言	(1)
1.2 存在于自然界中的还原态C ₁ 化合物.....	(4)
1.3 碳素循环	(5)
1.4 自然界中甲烷形成和氧化的生态学.....	(7)
1.5 氮素代谢	(10)
1.6 甲烷的厌氧氧化	(11)
1.7 提要	(12)
2. 产甲烷菌生理学和生物化学.....	(13)
2.1 产甲烷菌在自然界中的作用.....	(13)
2.2 产甲烷菌的分类与特性	(17)
2.3 产甲烷菌的生长	(20)
2.4 甲烷形成的生物化学	(21)
2.5 能量偶联与ATP形成	(27)
2.6 产甲烷菌中细胞构件的合成	(28)
2.7 结论	(30)
2.8 提要	(30)
3. 甲基营养菌生理学和生物化学.....	(32)
3.1 同化途径	(34)
3.2 三条同化途径的能量需要	(48)

3.3	产能的异化途径	(47)
3.4	甲烷、甲醇、甲醛和甲酸的氧化	(50)
3.5	甲基化胺类的氧化	(58)
3.6	甲基化含硫化合物的氧化	(62)
3.7	甲基营养菌中的电子传递	(63)
3.8	利用C ₁ 化合物生长的调控	(66)
3.9	提要	(70)
4.	甲基营养酵母菌的生理学和生物化学	(73)
4.1	酵母菌中甲醇的异化途径	(74)
4.2	参与甲醇氧化的酶在细胞内的定位	(78)
4.3	酵母菌中的甲醇同化途径	(79)
4.4	甲基营养酵母菌的可能用途	(81)
4.5	提要	(81)
5.	产甲烷微生物和甲基营养微生物在生物 工程上的应用	(83)
5.1	利用有机废物生产甲烷	(83)
5.2	单细胞蛋白	(90)
5.3	利用甲基营养生物进行生物转化	(102)
5.4	提要	(106)
	全书提要	(108)
	进一步阅读的资料	(113)
	词汇表	(114)
	参考文献	(116)

1. 代谢 C_1 化合物的微生物 生物学和生态学

1.1 引言

本书旨在叙述微生物能够利用和产生还原态 C_1 化合物的代谢过程。我们用还原态 C_1 化合物这个词来表示比二氧化碳 (CO_2) 更处于还原状态和没有 C—C 键的碳化合物。但是，这类碳化合物中有些却含有 1 个以上的碳原子。表 1-1 列举了这类化合物。

由于这些物质（其中最重要的是甲烷和甲醇）比 CO_2 更处于还原状态，所以，在被活细胞代谢氧化为 CO_2 时会产生能量。正如我们将看到的，利用还原态 C_1 化合物生长的细菌处于自养菌与异养菌之间难以确定的两可位置上。利用 CO_2 作为碳源的自养菌需要另外有能源，而异养菌能够利用有机化合物作为碳源，同时又作为能源。所以，能够利用还原态 C_1 化合物生长的微生物就它们的能量代谢而言是异养微生物。但是，它们又有不同于利用多碳化合物生长的异养微生物的奇特的生化性质。第一个奇特的性质是，生长基质氧化为 CO_2 时走的产能途径不是三羧酸循环。第二个奇特的性质是，生长基质被同化成细胞物质时所走的途径通常是环状的。这条通则可能不适用于产甲烷菌（见第 2 章）。

微生物产生和利用的还原态 C_1 化合物为什么如此重要？第一个原因是，其中有一种化合物——甲烷——是一种重要

表1-1 存在于自然界中的还原态C₁化合物

化合物与分子式	存在的地方	来 源
甲烷 (CH ₄)	反刍动物生活的地方 都有,厌氧湖泊与稻田	产甲烷菌
甲醇 (CH ₃ OH)	少量存在于大气中, 植物物质中	甲烷的光氧化 木质素、半纤维素 以及果胶的分解
甲醛 (HCHO)	只有微量	皮革加工厂和化工厂 厂废水
甲酸 (HCOOH)	工业废水	皮革加工和橡胶加 工的废水混合酸发 酵的产物
甲酰胺 (HCONH ₂)	工业废水	
氰化物 (CN ⁻)	工业废水 植物物质中	电镀与金属提取 产氰化物的植物、 真菌和细菌
一氧化碳 (CO)	城市居民区	高炉煤气和合成煤 气 公路车辆排放的废 气
一甲胺、二甲胺 和三甲胺 [(CH ₃ NH ₂), (CH ₃) ₂ NH, (CH ₃) ₃ N]	腐败的有机物质 工业废水 食品工业废水	卟啉的分解 皮革厂废水 腐败的鱼
三甲胺 N-氧化物 [(CH ₃) ₃ NO]	有鱼类和无脊椎动物 死亡的地方都有	鱼类和无脊椎动物 的肌肉与体液
二甲硫、亚砷和砷 [(CH ₃) ₂ S, (CH ₃) ₂ SO, (CH ₃) ₂ SO ₂]	工业废水 大气	木材纸浆加工产生 的亚硫酸废液 植物与海藻

能源。除了储量巨大的地下“化石”甲烷之外，通过细菌的生物活动，每天还有大量的甲烷气产生，科学家们对利用这些生物过程作为一种替补能源的可能性感兴趣。本书的目的就是帮助读者首先了解活有机体产甲烷的生理生化过程，其次了解其它生物利用甲烷以及其它还原态 C_1 化合物生长的过程。

第二个原因是，甲烷周转的生物过程规模大。这一点是最近才明白的，这是由于过去10年中研制出能够测定大气中低浓度甲烷的仪器的结果。因而，甲烷的生态学意义是非常大的。

第三个原因是，人们还对可以不通过直接燃烧，而以食物形式利用甲烷及其衍生物的化学能感兴趣。甲烷和 C_1 化合物对于进化层次较高的生物，虽然没有食用价值，却能被微生物利用，而我们正考虑把这些微生物作为食物链中一个新环节，以便脊椎动物能够间接地利用甲烷作为食物。这样就可以间接或直接利用这些微生物产生的蛋白质和糖类，作为我们所在行星上迅速增长的人口的补充食物来源。

第四个原因是，有可能利用微生物代谢还原态 C_1 化合物的能力，来消除可能的环境污染物，例如，一氧化碳、氰化物和二甲硫。

第五个原因是，有可能在实验室和工业上利用这些微生物的酶系促使若干种化合物在温和条件下化学转化，要是用其它的方法，需要有昂贵的、有潜在危险的、耗能的工业设备（见第3章和第5章）。

由于大多数（不是所有）还原态 C_1 化合物含有甲基，所以，能够以还原态 C_1 化合物作为唯一碳源和能源生长的生物就叫做甲基营养生物（methylo-trophs）。利用这些化合物生长的能力叫做甲基营养作用（methylo-trophy）。对于这样一个毕竟只是异养生物中一个特殊类型的生物类群，为什么

要创造一个专门的术语呢?主要原因是,甲基营养生物在自然界中的位置介于自养生物与异养生物之间. 它们具有特殊的产能和碳素同化的途径, 根据这些途径就将它们单独划出成为一个特殊的生物类群, 可是, 不同类别的自养生物, 甲基营养生物, 与异养生物之间的界线不一定总是很清楚的. 有些甲基营养生物的确利用一条自养的碳素同化途径 (第3章), 有些甲基营养生物在某些条件下不仅可以通过氧化有机化合物获得生长所需的能量, 而且还可以通过氧化无机化合物获得生长所需的能量, 所以, 也可以是自养生物. 有些甲基营养生物还能利用多碳化合物生长得良好, 这类甲基营养生物叫做兼性甲基营养生物. 有少数的甲基营养生物好象不能利用多碳化合物——它们只限于利用少数几种还原态 C_1 化合物. 这些生物叫做专性甲基营养生物. 有些光合细菌在光线下也能利用还原态 C_1 化合物进行厌氧生长 (第3章), 在这种条件下, C_1 化合物可以起一种电子源的作用, 同时还起一种碳素同化时所需要的 CO_2 来源的作用, 而不起能源的作用, 这时的能量来自光.

自然界中产甲烷的生物 (见表1-1) 虽然不一定是甲基营养生物, 但是, 它们是一个具有非常重要的性质, 独特的生境和生理学的特殊类群 (见第2章).

1.2 存在于自然界中的 还原态 C_1 化合物

有些 C_1 化合物, 例如甲烷, 因为是生物的产物, 所以, 在自然界中相当普遍地存在, 而另一些 C_1 化合物只在很有限的几种环境中才有, 在有些情况下主要是人类活动的结果, 有时还是污染物. 一氧化碳就是这一类 C_1 化合物的一个例

子。存在于自然界中的 C_1 化合物列在表1-1中。

这些化合物在生物圈中的命运如何呢？实际上，它们都会被分解掉，没有一种具有能够积累在环境中的惰性。虽然有些化合物由于高层大气中光氧化之类的化学作用而消失，但是大多数都是通过活有机体的代谢活动从环境中消除掉（即使象氰化物这样的有毒物质也是如此）。就拿甲烷以及一氧化碳这样的气体物质来说，虽然要想算出上述两条途径各自消除多少甲烷和一氧化碳是有困难的，但是，一般认为，大量甲烷在高层大气中是通过光氧化作用成为甲醇、甲醛以及一氧化碳。在大多数情况下，活有机体（主要是微生物）分解还原态 C_1 化合物也是需要能量的。

如果存在着需氧微生物能够旺盛生长这样的条件，通常就没有污染的问题。污染主要是发生在缺氧条件下，有过量有机物质存在的时候。这时，所有的溶解氧立即都被微生物群体用于代谢过程而除去，结果，生长就因没有氧而受到限制。我们在第5章中还要讲到污染的问题。

1.3 碳 素 循 环

我们讨论的化合物降解时就成了碳素循环中的成员。地球上的所有碳素总归要成为这个循环中的成员。要是在历史的某一特定时刻存在着这样的条件，致使有机或者无机形式的碳素在厌氧条件下汇集起来，那末，碳素就停止循环变成化石。例如：石灰岩、煤、天然气以及油田等都是化石碳。如果这些物质中的碳素由于人类的活动而释放出来，那末，就会回到这个循环中循环着的碳素中去。

本书讨论的碳化合物虽然只是范围相当窄的一个类群，但由于其中包括有甲烷，所以是一群数量上十分重要的化合

物。甲烷只在厌氧条件下产生。甲烷是由严格厌氧菌产生的，它们能够利用 CO_2 作为末端电子受体氧化某些化合物。这些细菌是一个专化（而且可能十分古老）的细菌类群，生长不需要氧，而且生活在千万年来可能没有发生过变化的生境中（见第2章）。它们叫做产甲烷菌（methanogenic bacteria）。它们产的甲烷量大得惊人（见表1-2）；有些甲烷是由自由生活于湖泊和稻田中的产甲烷菌产生的，有些甲烷是由生活在特殊环境中——牛、绵羊、山羊和马（反刍动物）的瘤胃或者前胃中的细菌产生的。瘤胃产甲烷菌是共生群体中的一分子，正是因为有这个共生群体，反刍动物才

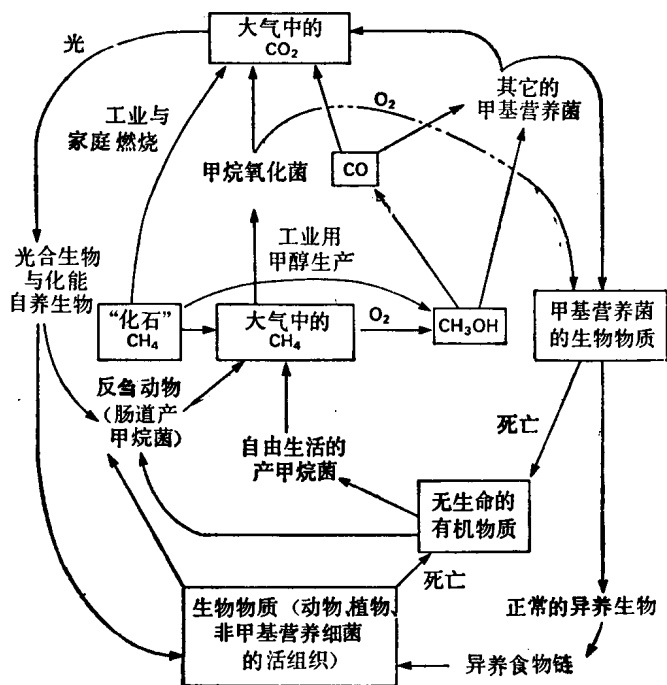


图1-1 甲烷循环

能从纤维素获得能量,这些生物在全世界每天要产生 4×10^8 吨的甲烷 (1 吨 = 10^6 克)。

到处都产生甲烷的后果之一是,在进化过程中出现能够以甲烷为唯一碳源和能源进行需氧生长的微生物。为了表示它们能够利用甲烷生长,就给这些甲基营养菌取名为甲烷营养菌或者甲烷利用菌 (methanotrophs)。这些细菌在利用地球大气中的氧使得甲烷重新循环为有机化合物,而且使得它能以 CO_2 的形式为自养生物所利用的循环中起着重要的作用。因而,作为正常碳素循环的一个特殊组成部分,我们就称它为甲烷循环 (methane cycle) (图 1-1)。

大气中的一氧化碳主要是由于人类活动而产生的 (由高炉,化工厂和汽车废气中排出)。每年总产量估计达 7×10^8 吨,在许多市区是一种严重的污染物。许多细菌可以氧化一氧化碳,有些甲基营养菌还可以利用一氧化碳生长 (见第 3 章)。

1.4 自然界中甲烷形成和氧化的生态学

有三种基本类型的产甲烷生境 (有些生境中还有甲烷的消耗)。Wolfe和Higgins (1979) 对这三种类型作了如下划分 (见表 1-2)。水沉积物、沼泽、苔原、腐败着的树木心材以及厌氧污泥消化器 (第 5 章),属于A类型的生境。肠胃 (瘤胃、盲肠和肠) 是B类型的生境,C类型的生境包括:地热温泉和非洲的Kivu湖。在所有这三类的生境中,产甲烷菌群体都是不同物种的混合物,而只有嗜温和嗜高温的菌株才能够生活在C类型的生境中。产生甲烷的生化过程和生物将在第 2 章中讨论,我们先来讨论一个属于A类型生境的例子,即,分层的富营养淡水湖,在这一生境中有

表1-2 甲 烷 的 来 源

(数据取自D. H. Ehhalt (1976) 所著“大气中甲烷循环”一文。该文收集于《微生物产生和利用的气体 (H_2 , CH_4 , CO) 论文集》中。由H. G. Schlegel, G. Gottschalk和N. Pfennig编著。经Göttingen的科学院许可)

大气中的甲烷

生 境 (见正文)		产量 $\times 10^{-6}$ (吨 CH_4 /年)
生物来源		
B	反刍动物的肠道发酵	101—220
A	稻田	280
A	沼泽	130—260
A	淡水湖	1.25—25
A, C	其它	5.27—16.5
	总计	528—812
人为来源		
	煤矿开采	6.3—22
	褐煤矿开采	1.6—5.7
	工业废物	7—21
	汽车废气	0.5
	火山	0.2
	总计	15.6—49.4

用于燃烧的甲烷

年 份	从天然气井开采的世界总产量 (吨)
1965	520
1974	900