

微生物学教程

(第二版)

周德庆



高等 教育 出 版 社
HIGHER EDUCATION PRESS

微生物学教程

(第二版)

周德庆



高等 教育 出 版 社
HIGHER EDUCATION PRESS

图书在版编目(CIP)数据

微生物学教程 / 周德庆. —2 版. —北京: 高等教育出版社,
2002.5 (2004 重印)
ISBN 7-04-011116-0

I. 微… II. 周… III. 微生物学—高等学校—教材 IV. Q93

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2002) 第 033648 号

策划编辑 吴雪梅
责任编辑 安琪 邹学英
封面设计 张楠
责任印制 陈伟光

微生物学教程(第二版)

周德庆

出版发行 高等教育出版社

购书热线 010-64054588

社址 北京市西城区德外大街 4 号

免费咨询 800-810-0598

邮政编码 100011

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

总机 010-82028899

<http://www.hep.com.cn>

经 销 新华书店北京发行所

印 刷 北京民族印刷厂

开 本 850×1168 1/16

版 次 1993 年 5 月第 1 版

印 张 26.25

2002 年 5 月第 2 版

字 数 600 000

印 次 2004 年 9 月第 6 次印刷

插 页 1

定 价 29.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题, 请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

前　　言

本书是拙作《微生物学教程》(1993年)的新版。该书自出版至今的近9年时间里,由于广大同行、青年学生的热情选用和高等教育出版社的大力扶持,年年重印,总数已近10万册。在此过程中,还获得过国家教委优秀教材一等奖、科技进步二等奖和上海市优秀教材二等奖等荣誉。为更好地跟上新世纪微生物学快速发展的步伐,以及适应我国高等教育面临的新形势,原有的教材必须作相应的修订和提高。

本书是一本基础课教材。在高等学校的教学活动中,基础课具有作用重要、受益面广和影响深远等特点。作者在承担本书的编撰任务时深感责任之重大,觉得不但应发扬“不畏扬鞭自奋蹄”的老马精神,而且时时考虑到如何更好地把自己48年来,在学习微生物学和从事有关工作中的一些心得和资料积累加以精选,按初学者的认知规律编织一个较佳体系,利用较少的篇幅提供较全面和丰富的基础知识,并努力反映前沿进展,力求达到让学生花最少的时间获得最大的收益——看得懂、理得清、记得牢、用得上、学得乐。为此,在撰写过程中,除继续保持原教材的若干优点外,还着重注意以下几个方面:

1. 注意特色:努力保持基础性、系统性、先进性与可读性的有机统一。通过“照顾面而突出点”,“基础不能丢,前沿不可少”,“提高信息量和信息密度的同时,还应提高信息质量”,以及“按事物内在规律和人们的认识规律来编排体系”等措施,较好地处理了内容多与篇幅少、全面与简明、基础与前沿、历史与现状等种种矛盾,并初步闯出了自己的特色。

2. 追踪前沿:由于受知识的稳定性、学科的性质、出版周期和篇幅等所限,基础课教材一般对学科前沿的反映均较缓慢。本书编撰中较注意追踪前沿动态,为此,除参考多种国内外的新教材外,还注意收集专业刊物或因特网上的最新信息,例如,微生物基因组研究的进展、“三域学说”的新动态和《伯杰氏手册》(2000年版)的新系统等。

3. 重视数据:重要数据虽较难觅,却最为关键并最具说服力。为此,作者在“搜炼中外,厚积薄发”思想的指导下,长期注意收集本学科中的各种重要数据、最新数据和珍贵数据,再筛选其中最有代表性的提供给读者参考。有关例证遍及全书,因此数据较丰富也成了本书的特色之一。

4. 化繁为简:如何把多而杂的内容转化成少而精的知识是每个基础课教师和教材编撰者的重要职责。本书作者试用了3种方式,包括尽量用自行设计的图示、表格或表解等形式把繁杂的内容网络化、条理化、简明化和形象化;采用“逐级抽提”的方式,把大量琐碎的现象、事实加以逐级浓缩、提高,使之上升为条理化、规律化的知识;以及用类比、举例等方法,尽量达到化繁为简和化难为易的目的。基于正确理解专业名词是进行科学思维的基础,书中对每一重要名词不仅都用黑体标出,而且都注上英文并加上简明的定义,在书后还有较详细的索引备查。此外,对初学者较感生疏的各种符号的意义和规范表达方法也作了一一介绍,包括基因、基因表达产物、学名和菌株等,使基础课教材真正起到打好扎实基础的作用。

5. 重视历史:“读史使人明智”。除绪论中有较精炼的历史知识外,还在有限篇幅内,

对合适的内容作若干简明的历史知识或人物的简介,如著名的 Delft 学派,HeLa 细胞名称的由来以及“伤寒玛丽”等。

6. 启发思考:在书中不同章节和思考题中,设置了不少有启发性和可供讨论的问题,例如,关于用现代细胞工程是否能人工创造有内共生固氮体的植物细胞?人类在 21 世纪能否消灭传染病?等等。另外,为开拓思路、启发创新和引导青年发展我国的微生物学事业,书末还专门写了一篇“结束语”,内中较充分地讨论了本学科在新世纪中的任务和诱人前景。

7. 利读易记:为使本教材尽可能达到教师易教、学生喜学和成为广大读者案头上的挚友,全书在注意内容新颖、信息密集的同时,还注意做到层次分明、图表简洁、比喻贴切、文笔通顺和叙述有情等方面。此外,各章都写有小结和复习思考题,书末还附有 150 余个重要微生物学名的发音和参考书目等内容,相信这对学生的复习和巩固所学知识将大有裨益。

8. 紧缩篇幅:作者在对第一版内容作了全面的更新、充实和认真删、选的基础上,使本版在信息质量、数量和密度等方面都明显优于初版,但篇幅却不仅没有增加甚至还有所减少。这对广大学生提高学习效率和降低经济负担应该是有利的。

编撰本书任务即将告一段落,作者由衷地感谢高等教育出版社的林金安编审和吴雪梅编辑长期以来的密切合作以及对本书出版的热情支持和大力协助;感谢复旦大学教务处的领导和方家驹教授对本书编写工作的关怀和资助;感谢中国科学院微生物研究所程光胜研究员和上海杨浦区教育学院周韧刚老师为本书提供新的、有价值的参考资料;感谢我的夫人、复旦大学出版社徐士菊副编审自始至终的全力支持并担任全书的誊抄、校对和统稿等大量烦琐工作;此外,还应特别感谢所有曾对《微生物学教程》(1993 年版)作过推荐、评审和提过宝贵意见的同行和读者。

本书系个人独立撰写完成,其优点可能是前后思路较统一、内容不易重复、格式较为一致,但随之产生的缺点也是不言而喻的,诸如囿于个人的学识、水平和专长,难免孤陋寡闻,甚至出现差错。凡此种种,均赖广大师生和读者随时赐予宝贵意见。

周德庆

于复旦大学生命科学学院
微生物学和微生物工程系

2001 年 10 月 20 日

第一版前言

在踏上普通微生物学讲台的30余年间，正值该学科在我国从初创到蓬勃发展的大好时机。在教学过程中，笔者有幸涉猎了国内外众多的教材，并大体领略了它的发展历程。

由于微生物学是一门历史较短、发展较快、纵(指其中阐述的生物学规律)横(指其中包含的各大类微生物)交错和广泛联系实际的学科，具有内容覆盖面广和跨度大等特点，因此在教材的编写中容易出现主线不清楚、体系不严密、层次不分明和内容多而杂等棘手问题。于是，在教材使用过程中，听到“看得懂、理不清、记不牢”等反映也就不足为奇了。

笔者认为，一本理想的基础课教材，除应具备较高的学术水平和努力克服上述几个难点外，还有其更高层次的教学目标：①让读者在头脑中建立起一个较牢固的“知识网络”；②使他们获得一个既有一定的深度和广度，又有一定的历史、现状和发展前景的“立体知识”；③努力启发、引导和培养他们的“战略意识”，使他们在本学科领域中能站得高一点，看得远一点，想得深一点和走得前一点。

本教程的编写，实际上是对自己多年来在教学思想、教学内容和教学方法等方面所作探索的一次总结。全书以阐明微生物的五大生物学规律(即形态构造、生理代谢、遗传变异、生态分布和分类进化)为主线，从细胞、分子或群体水平上去讲清概念、理顺脉络、阐明规律、突出“三点”(重点、难点和“生长点”)，并努力联系实际。对其中重要的内容尽量以自行设计或精选的简明、直观和形象化的图示、表格或表解等形式来表达，借以提高信息密度和改善信息质量，进而达到有利于学生加深理解、增强记忆和乐于自学等目的。书中较有特色的80余张表解，就是作者在教学过程中自行总结且有较好教学效果的部分实例。

鉴于学名的重要性及国内学生对其有陌生感甚至存在畏惧心理的现实，全书对学名的表达(采用先学名后加括中文名)、学名知识的介绍(第十一章)及思考题的安排等均作了特别的考虑。

本书宜作综合性大学和师范等高校微生物学课程的教材，一般应将它安排在生物化学课以后学习。考虑到一本基础课教材除应有较强的系统性、先进性、通用性和稳定性外，还应有较强的独立性，因此本书所选内容在简明的前提下，没有把篇幅机械地限制在50余学时的框架内。希望各校在选用时视具体情况加以取舍；对若干描述性及与其他学科可能发生重复等的次要内容(用小号字排印)，尤应放手让学生们自学、自行整理阅读笔记或干脆不讲。

在本书的选题过程中，曾蒙国家教委所属原“微生物学教材编审小组”的支持；在编写过程中，又得到高等教育出版社的领导和程名芬编审以及田年等同志的关心；此外，在成稿的过程中，徐士菊(复旦大学出版社副编审)、周韧稜和周韧刚同志曾为全书的誊抄、校对等大量烦琐工作付出了辛勤的劳动。在此，谨向他们致以诚挚的谢意。

限于本人的学识和水平，书中不当甚至错漏之处恐仍难免，望广大学生和同行随时赐教，以待日后再版时改进。

周德庆

1991.9.12 于复旦

目 录

绪 论	(1)
一、什么是微生物	(1)
二、人类对微生物世界的认识史	(1)
三、微生物学的发展促进了人类的进步	(3)
四、微生物的五大共性	(4)
五、微生物学及其分科	(7)
第一章 原核生物的形态、构造和功能	(9)
第一节 细菌	(9)
一、细胞的形态构造及其功能	(10)
二、细菌的群体形态	(28)
第二节 放线菌	(29)
一、放线菌的形态构造	(30)
二、放线菌的繁殖	(32)
三、放线菌的群体特征	(33)
第三节 蓝细菌	(33)
第四节 支原体、立克次氏体和衣原体	(35)
一、支原体	(35)
二、立克次氏体	(36)
三、衣原体	(36)
第二章 真核微生物的形态、构造和功能	(39)
第一节 真核微生物概述	(39)
一、真核生物与原核生物的比较	(40)
二、真核微生物的主要类群	(41)
三、真核微生物的细胞构造	(41)
第二节 酵母菌	(47)
一、分布及与人类的关系	(47)
二、细胞的形态和构造	(48)
三、酵母菌的繁殖方式和生活史	(49)
四、酵母菌的菌落	(52)
第三节 丝状真菌——霉菌	(53)
一、分布及与人类的关系	(53)
二、细胞的形态和构造	(53)
三、真菌的孢子	(58)

四、霉菌的菌落	(59)
第四节 产大型子实体的真菌——蕈菌	(60)
第三章 病毒和亚病毒	(63)
第一节 病毒	(63)
一、病毒的形态构造和化学成分	(64)
二、4类病毒及其繁殖方式	(68)
第二节 亚病毒	(76)
一、类病毒	(77)
二、拟病毒	(77)
三、阮病毒	(78)
第三节 病毒与实践	(78)
一、噬菌体与发酵工业	(79)
二、昆虫病毒用于生物防治	(79)
三、病毒在基因工程中的应用	(79)
第四章 微生物的营养和培养基	(82)
第一节 微生物的6类营养要素	(82)
一、碳源	(82)
二、氮源	(84)
三、能源	(84)
四、生长因子	(85)
五、无机盐	(86)
六、水	(86)
第二节 微生物的营养类型	(87)
第三节 营养物质进入细胞的方式	(88)
一、单纯扩散	(88)
二、促进扩散	(88)
三、主动运送	(88)
四、基团移位	(89)
第四节 培养基	(91)
一、选用和设计培养基的原则和方法	(91)
二、培养基的种类	(96)
第五章 微生物的新陈代谢	(101)
第一节 微生物的能量代谢	(101)
一、化能异养微生物的生物氧化和产能	(102)
二、自养微生物产ATP和产还原力	(119)
第二节 分解代谢和合成代谢的联系	(125)
一、两用代谢途径	(126)
二、代谢物回补顺序	(127)

第三节 微生物独特合成代谢途径举例	(129)
一、自养微生物的 CO ₂ 固定	(129)
二、生物固氮	(133)
三、微生物结构大分子——肽聚糖的生物合成	(138)
四、微生物次生代谢物的合成	(142)
第四节 微生物的代谢调节与发酵生产	(144)
一、微生物的代谢调节	(144)
二、代谢调节在发酵工业中的应用	(144)
第六章 微生物的生长及其控制	(150)
第一节 测定生长繁殖的方法	(150)
一、测生长量	(151)
二、计繁殖数	(151)
第二节 微生物的生长规律	(152)
一、微生物的个体生长和同步生长	(152)
二、单细胞微生物的典型生长曲线	(153)
三、微生物的连续培养	(157)
四、微生物的高密度培养	(159)
第三节 影响微生物生长的主要因素	(160)
一、温度	(160)
二、氧气	(161)
三、pH	(164)
第四节 微生物培养法概论	(166)
一、实验室培养法	(167)
二、生产实践中培养微生物的装置	(171)
第五节 有害微生物的控制	(173)
一、几个基本概念	(173)
二、物理灭菌因素的代表——高温	(174)
三、化学杀菌剂、消毒剂和治疗剂	(178)
第七章 微生物的遗传变异和育种	(188)
第一节 遗传变异的物质基础	(189)
一、3个经典实验	(189)
二、遗传物质在微生物细胞内存在的部位和方式	(192)
第二节 基因突变和诱变育种	(202)
一、基因突变	(202)
二、突变与育种	(213)
第三节 基因重组和杂交育种	(223)
一、原核生物的基因重组	(224)
二、真核微生物的基因重组	(233)

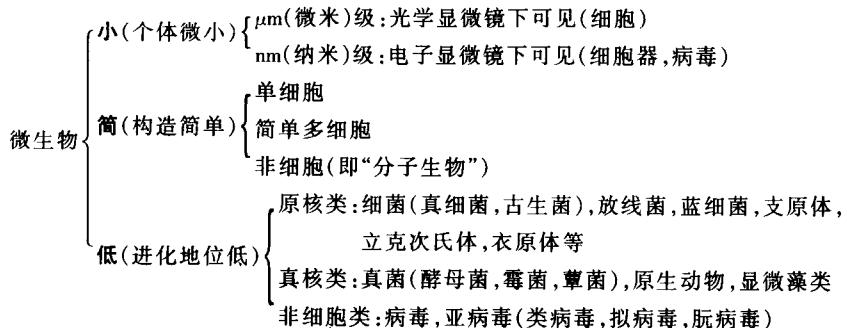
第四节 基因工程	(236)
一、基因工程定义	(236)
二、基因工程的基本操作	(237)
三、基因工程的应用	(238)
第五节 菌种的衰退、复壮和保藏	(240)
一、菌种的衰退与复壮	(240)
二、菌种的保藏	(242)
第八章 微生物的生态	(247)
第一节 微生物在自然界中的分布与菌种资源的开发 (247)
一、微生物在自然界中的分布	(247)
二、菌种资源的开发	(259)
第二节 微生物与生物环境间的关系 (259)
一、互生	(259)
二、共生	(261)
三、寄生	(262)
四、拮抗	(264)
五、捕食	(264)
第三节 微生物与自然界物质循环 (264)
一、碳素循环	(265)
二、氮素循环	(265)
三、硫素循环与细菌沥滤	(267)
四、磷素循环	(269)
第四节 微生物与环境保护 (270)
一、水体的污染——富营养化	(270)
二、用微生物治理污染	(271)
三、沼气发酵与环境保护	(275)
四、用微生物监测环境污染	(281)
第九章 传染与免疫	(284)
第一节 传染 (284)
一、传染与传染病	(284)
二、决定传染结局的三大因素	(285)
三、传染的3种可能结局	(290)
第二节 非特异性免疫 (291)
一、表皮和屏障结构	(292)
二、吞噬细胞及其吞噬作用	(292)
三、炎症反应	(294)
四、正常体液或组织中的抗菌物质	(295)
第三节 特异性免疫 (297)

一、免疫器官	(298)
二、免疫细胞及其在细胞免疫中的作用	(299)
三、免疫分子及其在体液免疫中的作用	(304)
第四节 免疫学方法及其应用	(321)
一、抗原、抗体反应的一般规律	(321)
二、抗原、抗体间的主要反应	(323)
三、免疫标记技术	(327)
第五节 生物制品及其应用	(330)
一、人工自动免疫类生物制品	(330)
二、人工被动免疫类生物制品	(333)
第十章 微生物的分类和鉴定	(338)
第一节 通用分类单元	(339)
一、种以上的系统分类单元	(339)
二、学名	(341)
三、亚种以下的几个分类名词	(343)
第二节 微生物在生物界的地位	(344)
一、生物的界级分类学说	(344)
二、三域学说及其发展	(346)
第三节 各大类微生物的分类系统纲要	(349)
一、Bergery 氏原核生物分类系统纲要	(349)
二、Ainsworth 等人的菌物分类系统纲要	(354)
第四节 微生物分类鉴定的方法	(355)
一、微生物分类鉴定中的经典方法	(356)
二、微生物分类鉴定中的现代方法	(358)
结束语 21 世纪的微生物学	(369)
一、微生物在解决人类面临的五大危机中的作用	(369)
二、现代微生物学的特点及其发展趋势	(371)
三、微生物在“生命科学世纪”中的作用	(372)
四、大力开展我国的微生物学研究	(373)
五、学好微生物学，推动人类进步	(374)
附录 1 若干微生物的学名及其发音	(375)
附录 2 微生物基因组测序的最新资料	(380)
索引	(381)
参考书目	(405)

绪 论

一、什么是微生物

微生物 (microorganism, microbe) 是一切肉眼看不见或看不清的微小生物的总称。它们都是一些个体微小 (一般 $< 0.1 \text{ mm}$)、构造简单的低等生物，包括属于原核类的细菌 (真细菌和古生菌)、放线菌、蓝细菌 (旧称“蓝绿藻”或“蓝藻”)、支原体、立克次氏体和衣原体；属于真核类的真菌 (酵母菌、霉菌和蕈菌)、原生动物和显微藻类；以及属于非细胞类的病毒和亚病毒 (类病毒、拟病毒和朊病毒)。现表解如下：



二、人类对微生物世界的认识史

认识世界是科学 (science) 的根本任务，而改造世界则是技术 (technology) 的根本任务，两者是源与流的关系，密不可分，共同组成了“第一生产力”。那么，微生物学这门科学是何时、何地、何人，又是如何发展起来的呢？

(一) 一个难以认识的微生物世界

人类对动、植物的认识，可以追溯到人类的出现。可是，对数量无比庞大、分布极其广泛并始终包围在人体内外的微生物却长期缺乏认识，其主要原因就是因为它们的个体过于微小、群体外貌不显、种间杂居混生以及形态与其作用的后果之间很难被人认识等。例如，称作“世纪瘟疫”的艾滋病，从感染病毒至发病一般要经过 12~13 年的潜伏期，若没有现代微生物学知识，谁会知道病人的死因就是由极其微小的人类免疫缺陷病毒 (HIV) 在作祟？又如，在发霉的花生、玉米等胚的附近，常易生长 *Aspergillus flavus* (黄曲霉) 一类会产生剧毒真菌毒素——黄曲霉毒素 (aflatoxin) 的霉菌，若经常食用这类霉变食物，就会诱

发肝癌等疾病,倘若没有微生物学知识,人们无论如何也不会相信自己竟是被这类极不显眼的区区微生物所害。

由于上述认识微生物的 4 个障碍迟迟未能解决,因此人类在其长期的历史发展中,尽管也有自发地利用酵母菌等若干有益微生物的活动,但更多地还是被各种病原微生物所害,例如鼠疫(“黑死病”,历史上 3 次大流行曾杀死近 2 亿人口)、天花、疟疾、麻风、梅毒、肺结核(“白疫”)和流感的大流行等。直至今天,在全球范围内,不但传染病仍是死亡的首因(1997 年全球达 5 220 万人),而且还面临着旧病卷土重来、新病不断出现(近 20 年来又出现 30 余种)的严峻形势。

(二) 微生物学发展史

整个微生物学发展史是一部逐步克服上述认识微生物的 4 个障碍(如显微镜的发明,灭菌技术的运用,纯种分离和培养技术的建立等),不断探究它们的生命活动规律,并开发利用有益微生物和控制、消灭有害微生物的历史。现扼要地将它分为 5 个时期(表 0-1)。

表 0-1 微生物学简表

分 期	史前期	初创期	奠基期	发展期	成熟期
时间/年	约 8000 年前 ~ 1676	1676 ~ 1861	1861 ~ 1897	1897 ~ 1953	1953 ~ 至今
实 质	朦胧阶段	形态描述阶段	生理水平研究阶段	生化水平研究阶段	分子生物学水平研究阶段
开创者	各国劳动人民。 其中尤以我国的制曲、酿酒技术著称	①巴斯德——列文虎克——微生物学的先驱者	①巴斯德——微生物学奠基人; ②科赫——细菌学奠基人	E. Büchner ——生物化学奠基人	J. Watson 和 F. Crick ——分子生物学奠基人
特 点	①未见细菌等微生物的个体; ②凭实践经验利用微生物的有益活动(进行酿酒、发面、制酱、酿醋、沤肥、轮作、治病等)	①自制单式显微镜, 观察到细菌等微生物的个体; ②出于个人爱好对一些微生物进行形态描述	①微生物学开始建立; ②创立了一整套独特的微生物学基本研究方法; ③开始运用“实践 - 理论 - 实践”的思想方法开展研究; ④建立了许多应用性分支学科; ⑤进入寻找人类和动物病原菌的黄金时期	①对无细胞酵母菌“酒化酶”进行生化研究; ②发现微生物的代谢统一性; ③普通微生物学开始形成; ④开展广泛寻找微生物的有益代谢产物; ⑤青霉素的发现推动了微生物工业化培养技术的猛进	①广泛运用分子生物学理论和现代研究方法, 深刻揭示微生物的各种生命活动规律; ②以基因工程为主导, 把传统的工业发酵提高到发酵工程新水平; ③大量理论性、交叉性、应用性和实验性分支学科飞速发展; ④微生物学的基础理论和独特实验技术推动了生命科学各领域飞速发展; ⑤微生物基因组的研究促进了生物信息学时代的到来

三、微生物学的发展促进了人类的进步

英国哲学家和教育家斯宾塞在其名著《教育论》(1861年)中早就提出过“人体健康是一切幸福的要素”这个精辟的论点。在现代科学中,对人类健康关系最大、贡献最为突出的应该算是微生物学了。微生物学从建立之初就与人类和动物传染病的防治产生了不解之缘,接着与酿造学、植物病理学、土壤学、药物学和环境科学等密切结合,建立了一个又一个应用分学科,为人类社会的进步和发展作出了自己的贡献。

通过医疗保健战线上的“六大战役”,即外科消毒手术的建立,寻找人畜重大传染病的病原菌,免疫防治法的发明和广泛应用,磺胺等化学治疗剂的普及,抗生素的大规模生产和推广,以及近年来利用工程菌生产多肽类生化药物等,使原先猖獗的细菌性传染病得到了较好的控制,天花等烈性传染病已彻底绝迹,人类的健康水平大幅度提高,平均寿命约提高了25岁。

在微生物与工业发展的关系上,通过食品罐藏防腐、酿造技术的改造、纯种厌氧发酵的建立、液体深层通气搅拌大规模培养技术的创建以及代谢调控发酵技术的发明,使得古老的酿造技术迅速发展成工业发酵新技术;接着,又在遗传工程等高新技术的推动下,进一步发生质的飞跃,发展为发酵工程,并与遗传工程、细胞工程、酶工程和生物反应器工程一起,共同组成当代的一个高技术学科——生物工程学(Biotechnology)。

微生物在当代农业生产中具有十分显著的作用。新世纪的农业是知识经济的一个重要组成部分,它以高科技为依托,走可持续发展的道路,搞大农业(含农、林、牧、副、渔)、生态农业和工厂化的农业,因而是高科技、高产量、高效益、低投入和无废弃物的农业,它兼有高经济效益、高社会效益和高生态效益的特点。其中,微生物的作用极其重要却最易被忽略,例如,以菌治害虫和以菌治植病的生物防治技术;以菌增肥效和以菌促生长(如赤霉菌产生的赤霉素等)的微生物增产技术;以菌作饲(饵)料和以菌当蔬菜(各种食用菌)的单细胞蛋白和食用菌生产技术;以及以菌产沼气等生物能源技术;等等。

微生物与环境保护的关系越来越受到当前全人类广泛的重视。人类自工业革命尤其是20世纪以来,由于过分破坏和掠夺大自然母亲,至今已受到它的多次报复,突出表现在生态环境的严重恶化。因而许多有识之士认为,未来的世纪是人类向大自然偿还生态债的世纪,其中,微生物学工作者的作用至关重要。这是因为,微生物是占地球面积70%以上的海洋和其他水体中光合生产力的基础;是一切食物链的重要环节;是污水处理中的关键角色;是生态农业中最重要的一环(可惜不易被认识!);是自然界重要元素循环的首要推动者;以及是环境污染和监测的重要指示生物;等等。

最后介绍一下微生物对生命科学基础理论研究的重大贡献。微生物由于其“五大共性”(详后)加上培养条件简便,因此是生命科学工作者在研究基础理论问题时最乐于选用的研究对象(“模式生物”,model organism)。历史上自然发生说的否定,糖酵解机制的认识,基因与酶关系的发现,突变本质的阐明,核酸是一切生物遗传变异的物质基础的证实,操纵子学说的提出,遗传密码的揭示,基因工程的开创,PCR(DNA聚合酶链反应)技术的建立,真核细胞内共生学说的提出,以及近年来生物三域(Three Domains)理论的创建等,都是因选用微生物作为研究对象而结出的硕果。为此,大量研究者还获得了诺贝尔奖的

殊荣。微生物学还是代表当代生物学最高峰的分子生物学三大来源之一。在经典遗传学的发展过程中,由于先驱者们意识到微生物具有繁殖周期短、培养条件简单、表型性状丰富和多数是单倍体等种种特别适合作遗传学研究对象的优点,纷纷选用 *Neurospora crassa* (粗糙脉孢菌, 俗称“红色面包霉”), *Escherichia coli* (大肠埃希氏菌, 简称大肠杆菌), *Saccharomyces cerevisiae* (酿酒酵母) 和 *E. coli* 的 T 系噬菌体作研究对象,很快揭示了许多遗传变异的规律,并使经典遗传学迅速发展成为分子遗传学。从 1970 年代起,由于微生物既可作为外源基因供体和基因载体,并可作为基因受体菌等的优点,加上又是基因工程操作中的各种“工具酶”的提供者,故迅速成为基因工程中的主角。由于小体积大面积系统的微生物在体制和培养等方面的优越性,还促进了高等动、植物的组织培养和细胞培养技术的发展,这种“微生物化”的高等动、植物单细胞或细胞集团,也获得了原来仅属微生物所专有的优越体制,从而可以十分方便地在试管和培养皿中进行研究,并能在发酵罐或其他生物反应器中进行大规模培养和产生有益代谢产物。

此外,这一趋势还使原来局限于微生物学实验室使用的一整套独特的研究方法、技术,急剧向生命科学和生物工程各领域发生横向扩散,从而对整个生命科学的发展,作出了方法学上的贡献。例如显微镜和有关制片染色技术,消毒灭菌技术,无菌操作技术,纯种分离、培养技术,合成培养基技术,选择性和鉴别性培养技术,突变型标记和筛选技术,深层液体培养技术以及菌种冷冻保藏技术等。

在当前世纪之交之际,微生物学工作者可以自豪地说,在 20 世纪生命科学发展的四大里程碑(DNA 功能的阐明,中心法则的提出,遗传工程的成功和人类基因组计划的实施)中,微生物学发挥了无可争辩的关键作用。

四、微生物的五大共性

在整个生物界中,各种生物体形的大小相差十分悬殊。植物界的一种红杉可高达 350 m,动物界中的蓝鲸可达 34 m 长,而微生物体的长度一般都在数 μm 甚至 nm 范围内。

微生物由于其体形都极其微小,因而导致了一系列与之密切相关的五个重要共性,即体积小,面积大;吸收多,转化快;生长旺,繁殖快;适应强,易变异;分布广,种类多。这五大共性不论在理论上还是在实践上都极其重要,现简单阐述如下。

(一) 体积小,面积大

任何固定体积的物体,如对其进行三维切割,则切割的次数越多,其所产生的颗粒数就越多,每个颗粒的体积也就越小。这时,如把所有小颗粒的面积相加,其总数将极其可观(表 0-2)。

表 0-2 对 1 cm^3 固体作 10 倍系列三维分割后的比面值变化

边 长	立方体数	总表面积	比面值	近似对象	边 长	立方体数	总表面积	比面值	近似对象
1.0 cm	1	6 cm^2	6	豌豆	1.0 μm	10^{12}	6 m^2	60 000	球菌
1.0 mm	10^3	60 cm^2	60	细小药丸	0.1 μm	10^{15}	60 m^2	600 000	大胶粒
0.1 mm	10^6	600 cm^2	600	滑石粉粒	0.01 μm	10^{18}	600 m^2	6 000 000	大分子
0.01 mm	10^9	6 000 cm^2	6 000	变形虫	1.0 nm	10^{21}	6 000 m^2	60 000 000	分子

若把某一物体单位体积所占有的表面积称为比面值 (surface to volume ratio), 则物体的体积越小, 其比面值就越大, 现以球体的比面值为例,

$$\text{即: 比面值} = \frac{\text{表面积}}{\text{体积}} = \frac{4\pi r^2}{4/3\pi r^3} = \frac{3}{r}$$

由上述公式可以推算出细胞半径 (r) 为 $1 \mu\text{m}$ 的球菌, 其比面值为 3; 半径为 $2 \mu\text{m}$ 者, 比面值为 1.5; 而半径为 $3 \mu\text{m}$ 者, 则比面值仅为 1 了。

由于微生物是一个如此突出的小体积大面积系统, 从而赋予它们具有不同于一切大生物的五大共性, 因为一个小体积大面积系统, 必然有一个巨大的营养物质吸收面、代谢废物的排泄面和环境信息的交换面, 并由此而产生其余 4 个共性。

(二) 吸收多, 转化快

有资料表明, *Escherichia coli* 在 1 h 内可分解其自重 $1000 \sim 10000$ 倍的乳糖; *Candida utilis* (产朊假丝酵母) 合成蛋白质的能力比大豆强 100 倍, 比食用牛(公牛)强 10 万倍; 一些微生物的呼吸速率也比高等动、植物的组织强数十至数百倍。

这个特性为微生物的高速生长繁殖和合成大量代谢产物提供了充分的物质基础, 从而使微生物能在自然界和人类实践中更好地发挥其超小型“活的化工厂”的作用。

(三) 生长旺, 繁殖快

微生物具有极高的生长和繁殖速度。一种至今被人类研究得最透彻的生物 *E. coli*, 在合适的生长条件下, 细胞分裂 1 次仅需 $12.5 \sim 20$ min。若按平均 20 min 分裂 1 次计, 则 1 h 可分裂 3 次, 每昼夜可分裂 72 次, 这时, 原初的一个细菌已产生了 4722366500 万亿个后代, 总重约可达 4722 t。据报道, 当前全球的细菌总数约为 5×10^{30} 个。

事实上, 由于营养、空间和代谢产物等条件的限制, 微生物的几何级数分裂速度充其量只能维持数小时而已。因而在液体培养中, 细菌细胞的浓度一般仅达 $10^8 \sim 10^9$ 个/mL 左右。

微生物的这一特性在发酵工业中具有重要的实践意义, 主要体现在它的生产效率高、发酵周期短上。例如, 用作发面剂的 *Saccharomyces cerevisiae* (酿酒酵母), 其繁殖速率虽为 2 h 分裂 1 次(比上述 *E. coli* 低 6 倍), 但在单罐发酵时, 仍可为 12 h “收获”1 次, 每年可“收获”数百次, 这是其他任何农作物所不可能达到的“复种指数”。它对缓解当前全球面临的人口剧增与粮食匮乏也有重大的现实意义。有人统计, 一头 500 kg 重的食用公牛, 每昼夜只能从食物中“浓缩”0.5 kg 蛋白质; 同等重的大豆, 在合适的栽培条件下, 24 h 可生产 50 kg 蛋白质; 而同样重的酵母菌, 只要以糖蜜(糖厂下脚料)和氨水作主要养料, 在 24 h 内却可真正合成 50 000 kg 的优良蛋白质。据计算, 一个年产 10^5 t 酵母菌的工厂, 如以酵母菌的蛋白质含量为 45% 计, 则相当于在 562 500 亩(1 亩 = $1/15$ 公顷)农田上所生产的大豆蛋白质的量, 此外, 还有不受气候和季节影响等优点。

微生物的生长旺、繁殖快的特性对生物学基本理论的研究也带来极大的优越性, 它使科学周期大为缩短、空间减少、经费降低、效率提高。当然, 若是一些危害人、畜和农作物的病原微生物或会使物品霉腐变质的有害微生物, 它们的这一特性就会给人类带来极大的损失或祸害, 因而必须认真对待。

(四) 适应强, 易变异

微生物具有极其灵活的适应性或代谢调节机制, 这是任何高等动、植物所无法比拟的。其主要原因也是因为它们体积小、面积大的特点。试想, 一个只能容纳 20 万~30 万个蛋白质分子的 *E. coli* 细胞, 却存在着 2 000~3 000 种执行不同生理功能的蛋白质, 若每种功能平均分配约 100 个蛋白质分子且互不替代或协作, 则它们如何保证这一物种在如此复杂的外界环境中长期生存和进化呢?

微生物对环境条件尤其是地球上那些恶劣的“极端环境”例如高温、高酸、高盐、高辐射、高压、低温、高碱、高毒等的惊人适应力, 堪称生物界之最(详见第八章)。

微生物的个体一般都是单细胞、简单多细胞甚至是非细胞的, 它们通常都是单倍体, 加之具有繁殖快、数量多以及与外界环境直接接触等特点, 因此即使其变异频率十分低(一般为 10^{-5} ~ 10^{-10}), 也可在短时间内产生出大量变异的后代。有益的变异可为人类创造巨大的经济和社会效益, 如产青霉素的菌种 *Penicillium chrysogenum*(产黄青霉), 1943 年时每毫升发酵液仅分泌约 20 单位的青霉素, 至今早已超过 5 万单位了; 有害的变异则是人类各项事业中的大敌, 如各种致病菌的耐药性变异使原本已得到控制的相应传染病变得无药可治, 而各种优良菌种生产性状的退化则会使生产无法正常维持等。

(五) 分布广, 种类多

微生物因其体积小、重量轻和数量多等原因, 可以到处传播以致达到“无孔不入”的地步, 只要条件合适, 它们就可“随遇而安”。地球上除了火山的中心区域等少数地方外, 从土壤圈、水圈、大气圈至岩石圈, 到处都有它们的踪迹。可以认为, 微生物将永远是生物圈上下限的开拓者和各项生存纪录的保持者。不论在动、植物体内外, 还是土壤、河流、空气, 平原、高山、深海, 污水、垃圾、海底淤泥, 冰川、盐湖、沙漠, 甚至油井、酸性矿水和岩层下, 都有大量与其相适应的各类微生物在活动着(详见第八章)。

微生物的种类多主要体现在以下 5 个方面:

(1) 物种的多样性 迄今为止, 人类已描述过的生物总数约 200 万种。据估计, 微生物的总数约在 50 万至 600 万种之间, 其中已记载过的仅约 20 万种(1995 年), 包括原核生物 3 500 种, 病毒 4 000 种, 真菌 9 万种, 原生动物和藻类 10 万种, 且这些数字还在急剧增长, 例如, 在微生物中较易培养和观察的大型微生物——真菌, 至今每年还可发现约 1 500 个新种。

(2) 生理代谢类型的多样性 微生物的生理代谢类型之多, 是动、植物所大大不及的。例如: ①分解地球上贮量最丰富的初级有机物——天然气、石油、纤维素、木质素的能力为微生物所垄断; ②微生物有着最多样的产能方式, 诸如细菌的光合作用, 嗜盐菌的紫膜光合作用, 自养细菌的化能合成作用, 以及各种厌氧产能途径等; ③生物固氮作用; ④合成次生代谢产物等各种复杂有机物的能力; ⑤对复杂有机分子基团的生物转化(bioconversion, biotransformation)能力; ⑥分解氰、酚、多氯联苯等有毒和剧毒物质的能力; ⑦抵抗极端环境(热、冷、酸、碱、渗、压、辐射等)的能力; 等等。

(3) 代谢产物的多样性 微生物究竟能产生多少种代谢产物, 是一个不容易准确回答的问题。1980 年代末曾有人统计为“7 890 种”, 后来(1992 年)又有人报道仅微生物产生