

自养微生物

郑士民 颜望明 钱新民 编著



自养微生物

郑士民 顾望明 钱新民 编著

科学出版社

1983

内 容 简 介

本书简明而又比较系统地介绍了微生物自养的概念、自养微生物各个类群的形态分类特征、生理学特性以及它们在国民经济中的应用。书中除重点介绍自养微生物的基本知识外，还概括地反映出自养微生物研究的新进展。本书附图67张。

本书文字通顺，内容深入浅出，适合于中等文化水平的有关科技人员阅读，也可作为大专院校有关专业师生的参考书。

自 养 微 生 物

郑士民 颜望明 钱新民 编著
责任编辑 王伟济

科学出版社出版
北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1983年6月第一版 开本：787×1092 1/32
1983年6月第一次印刷 印张：6 3/8
印数：0001—6,400 字数：141,000

统一书号：13031·2262
本社书号：3092·13—9

定 价：0.82元

序

勤劳勇敢的祖国各族人民，正怀着热切的心情和必胜的信念，团结在中国共产党的周围，为加速实现四个现代化而进行新的长征。在这个极不平凡的历史新时期，大力提高整个中华民族的科学文化水平具有重大的现实意义和深远的历史意义，是当前全党和全国人民的紧迫任务。为此，科学出版社组织编辑了各种自然科学基础学科的普及丛书，《生物学基础知识丛书》就是其中之一。

生物学是研究生命的科学。这一门规模宏伟、内容丰富的自然科学，近二三十年来得到了蓬勃的发展，使得它的地位越来越突出。生物学的许多新成就已经或正在引起农业、医疗卫生、工业和国防建设发生巨大的变革。由于生物学与其它一些科学互相结合、互相渗透和互相促进，衍生出许多新的分支学科，并已深入到分子和量子水平，探讨生命现象的内在规律，证明生命活动的物质性。因而，不难预料，生物学将成为认识自然、改造世界、推动国民经济和人类健康事业的强大武器，将为整个人类社会的进步作出更大的贡献。

我相信，《生物学基础知识丛书》的出版将有利于生物科学知识的进一步普及和提高，将使更多同志掌握和利用生物科学，从而在自己工作中作出更大的贡献，也将有利于培育富有创造性的新一代生物学家。衷心希望这套丛书为加速实现祖国四个现代化增添应有的力量。

贝 时 璋

前 言

按照获得能量和合成细胞成分的方式，可以把微生物界分为两大类群——自养微生物和异养微生物。所谓自养微生物，就是可以利用光能或通过氧化简单无机物所获得的化学能，将自然界中取之不尽、用之不竭，而又无能量价值的二氧化碳和水合成复杂的细胞有机物质，即具有非凡的生物合成能力。它们在自然界的碳素循环和物质转化中起着重要的作用。同时为人类提供了经济合理的能量转化和贮存的线索。因此，自养微生物逐渐引起了人们的重视。但总的说来，目前人们对于自养微生物的了解还远不如异养微生物。

研究自养微生物在理论上可以为探索生命起源、生物的进化提供科学依据；为在微生物的各类代谢类型中开辟了一条比较生物化学的研究途径，以期找出它们之间的生化统一性。在实践上，对于开辟食物、饲料的新来源，探索食物的人工合成，也具有独特的意义。实践业已证明，自养微生物在矿物的开发（选矿、冶矿）、石油和煤炭的脱硫、土壤的改良、肥料的生产以及单细胞蛋白和污水的净化等方面都能发挥很大的作用。甚至在宇宙飞行、核潜艇等密闭系统内的废物处理、氧气和食物的供应上，也有用武之地。

为了更好地了解自养微生物的特性，普及自养微生物的基本知识，为此，我们编写了本书，以满足广大知识青年和科技干部的要求。

本书以介绍自养微生物的类群、特性和应用方面的知识

• v •

为重点。除此之外,对自养微生物生理学的几个重要方面(二氧化碳的固定途径、能源代谢、专性自养菌与有机物质的关系等)也另列了章节,作了较系统、扼要的介绍,以满足有兴趣的读者更进一步地了解自养微生物的新近概况,从而对自养微生物有一个整体概念。

本书在编写和定稿过程中,承蒙山东大学王祖农教授、陈惠民副教授和中国科学院上海植物生理研究所宋鸿遇副研究员的帮助并提出宝贵意见。对此,编者深表感谢。

由于我们的水平有限,错误和缺点在所难免,望广大读者不吝施教,予以指正。

编者

1981年3月 于济南

《生物学基础知识丛书》

微生物学编委

编 委

(按姓氏笔划排列)

门大鹏	方 纲	李季伦
周家炽	胡济生	秦含章
钱存柔		

目 录

前言	(v)
第一章 微生物的自养生活方式	(1)
一、细菌的自养概念	(1)
二、微生物的营养类型和自养微生物的类群	(6)
三、自养细菌细胞的亚显微结构	(14)
四、自养微生物的一般生理特征	(16)
五、自养微生物和异养微生物的比较	(22)
第二章 硝化细菌	(25)
一、硝化作用的过程及其有关的微生物	(25)
二、硝化细菌的种类及其特性	(27)
三、硝化细菌的分离纯化	(34)
四、硝化细菌的培养条件	(38)
五、硝化作用的机制	(40)
六、土壤中的硝化作用及其在氮素循环中的重要性	(43)
第三章 硫化细菌	(48)
一、参与无机硫氧化的微生物	(48)
二、硫化细菌的主要属、种及其特性	(50)
三、硫杆菌的分离培养	(56)
四、无机硫的氧化及其途径	(60)
五、硫化细菌在自然界硫素循环中的作用	(64)
第四章 氢细菌	(66)
一、氢细菌及其特性	(66)
二、氢细菌的分离及培养条件	(71)
三、氢细菌对分子氢的氧化	(77)

第五章 光合细菌	(80)
一、光合细菌的种类及其一般性质	(81)
二、光合细菌的分离培养	(87)
三、细菌光合作用的色素系统	(90)
四、细菌的光合作用	(98)
五、蓝细菌	(107)
第六章 自养微生物的能量代谢及二氧化碳的固定	(117)
一、自养微生物的能量	(117)
二、自养微生物能量产生的方式	(118)
三、还原态吡啶核苷酸的产生及其与能量的关系	(129)
四、二氧化碳的固定	(132)
第七章 化能自养细菌与有机质的关系	(143)
一、有机物质对于专性化能自养细菌的影响	(143)
二、专性化能自养细菌的有机代谢	(147)
三、兼性自养细菌的适应性及代谢调节	(155)
第八章 自养微生物的利用	(159)
一、自养细菌在农业上的应用	(159)
二、自养细菌在冶金工业上的应用	(163)
三、作为单细胞蛋白 (SCP) 的自养细菌	(170)
四、自养细菌与能源开发	(177)
五、微生物腐蚀及其防止	(179)
附录: 自养细菌培养基	(185)

第一章 微生物的自养生活方式

一、细菌的自养概念

(一) 细菌自养生活方式的发现

早在十六世纪，荷兰人列文虎克用自制的显微镜首先看到了微生物。后来，随着显微镜技术的发展，为人们创造了发现细菌的必要条件，因此，在十八世纪这一整个世纪中，微生物形态学获得了很大的发展。然而在这一百年内，人们虽然看见了微生物，也进行了简单的观察和分类，但是对于微生物的生活方式、生活规律以及它们和人类生活的关系仍然是漠然无知的。

十九世纪的初中期，随着资本主义工业和科学技术的进一步发展，微生物学也取得了很大成就，其中最突出的表现是著名微生物学家巴斯德和柯赫的伟大贡献。巴斯德证实了自然界中微生物的活动，否定了微生物自然发生学说，阐明了不同类型的微生物引起不同类型的发酵作用。柯赫建立了研究微生物的基本技术并证实病害的病原菌起因。由于他们对微生物学的发展有卓越的贡献，从而被公认为微生物学的主要奠基者。

应该指出，在1887年之前，微生物学这门学科，无论是观点上或方法上都受着巴斯德和柯赫两个学派的统治。当时研究或培养任何一种细菌，一概地使用有机明胶培养基（当时营养洋菜培养基尚未被广泛地应用），也就是说，那时的细菌学家的目光只局限在能以分解有机质的一类细菌上。因此，就细菌的营养方式来说，他们只看到半个细菌世界——异养性

细菌。

俄国著名的微生物学家维诺格拉斯基（图 1-1），他在研究微生物的生理生化和生态学方面取得了辉煌的成就，其中最大的贡献是发现了微生物的自养生活。

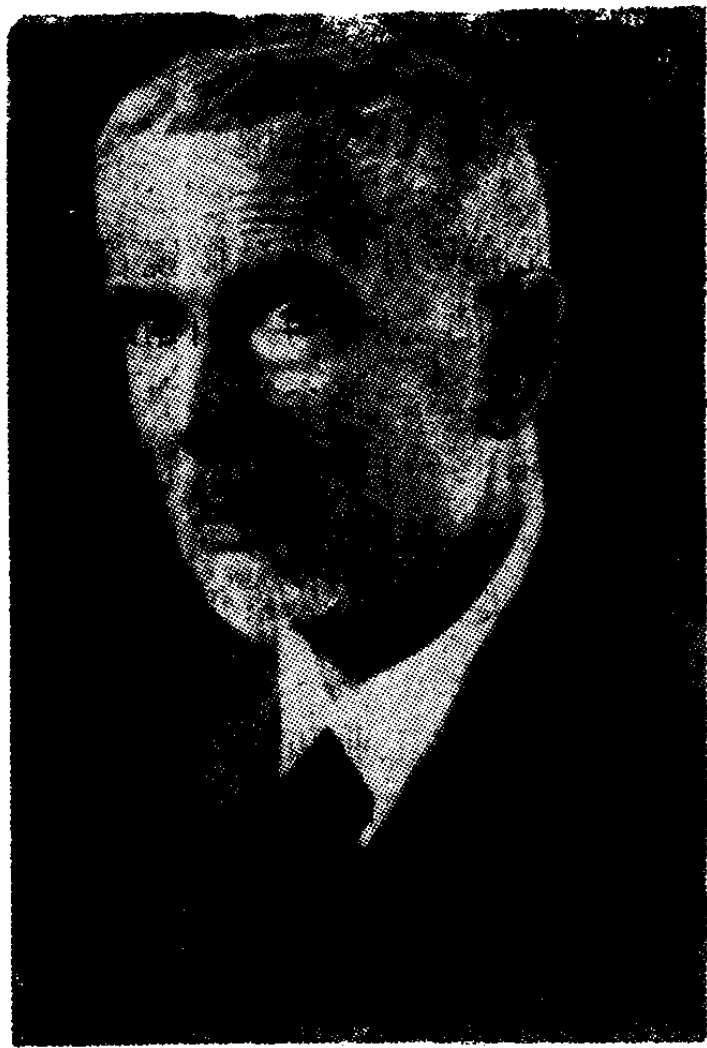


图1-1 维诺格拉斯基(1856—1953)

最早，巴斯德曾有过微生物可能氧化无机物质如氨的想法。1877年，施来兴等证明氨氧化为亚硝酸是由于微生物活动的结果。大约过了十年，维诺格拉斯基在温泉内发现了一种大的丝状细菌，该菌能氧化硫化氢(H_2S)成为硫(S),并将元素硫累积在细胞内。当环境中没有硫化氢存在时，它又能将胞内的元素硫氧化而生成硫酸盐，此时细胞失去繁殖能力；若再供给硫化氢时，细菌又能

恢复生活。维诺格拉斯基对这类细菌进行多年的研究之后，首先指出这类细菌的生理学类型比较特殊，它们可以氧化硫化氢为硫酸，并且从氧化过程中获得能量。于是他把这类细菌叫做硫磺细菌^①，把这一氧化过程称为无机氧化作用。

天才而负有革命精神的维诺格拉斯基，他的大部分工作

^①现在认为，硫磺细菌并不是典型的自养微生物。在新的分类中，已列入滑动细菌类。

是有关自养细菌的研究。那时,自养细菌的研究是微生物学中的一个新领域,他通过深入地研究硫磺细菌之后正确地指出,不可否认有机培养基在细菌学上的重要作用,但是并不能用来研究一切生理类型的细菌。自然界中还存在许多不能分解有机物质,而只能利用无机物的细菌——自养细菌,它们需要另找新的培养基来进行培养。基于这种概念,他采用完全无机的硅胶代替有机的明胶^①作为固化剂,发明了硅胶平板^②。于是,他在1891年成功地分离出硝化细菌。从此之后,从营养方式上,人们才看到整个细菌世界,即自养细菌和异养细菌。

继硫磺细菌发现之后,几位微生物学家于1902—1929年,陆续发现和记载了新的化能无机营养菌——硫杆菌属。

虽然自养细菌的发现对普通微生物学、农业微生物学、细菌生理学和生物化学的发展起了推动作用,但由于自养细菌生长较慢,获得纯培养也较困难等原因,长期以来,对这类细菌的研究只不过受到少数细菌学家的注意。从本世纪四十年代起,由于新技术(同位素、电子显微镜、超薄切片等)在微生物学研究上的应用,同时随着光合作用研究的进展,有力地推动着自养微生物的研究。

当前,人们对自养微生物在生物化学方面颇感兴趣的问题很多。例如,自养细菌特异的获得能量的方式(能源代谢)以及能源代谢及二氧化碳还原相偶联的方法;二氧化碳固定途径及其调节;自养型生活方式和异养型生活方式的比较;从生物化学角度阐明专性自养菌和有机物质的关系等重大理论问题。

① 明胶是蛋白质之类的动物胶,用明胶配制固体培养基,除利用其胶体外,对微生物还有营养价值。

② 硅胶俗称水玻璃,是硅酸钠(NaSiO_3 、 Na_6SiO_7 或 $\text{Na}_2\text{Si}_3\text{O}_7$)与水在压力下共热制成的溶液。在硅胶胶体中渗入各种特定的无机物,可制成固体培养基,常用来研究自养微生物等。

研究自养微生物，在理论上可以为搞清进化过程中重大问题——生命起源提供依据；可以在微生物的极其多样化的代谢类型中，找出生物化学上的统一性，充实比较生理学的内容。在实践上，可以洞悉它们在自然界物质转化中的巨大作用，为在实践中应用打下基础。因此，自养微生物愈来愈受到人们的重视，研究的范围愈来愈广，工作也愈来愈深入。

（二）自养的概念

众所周知，绿色植物能够利用太阳光能，以二氧化碳和水等无机养分进行生活。而动物和大多数微生物，为了生活则必须依赖其它有机物质为能源和碳源。我们称前者为自养生物，后者为异养生物。

生命的自养现象为地球上绿色植物和部分微生物所固有的现象。这里自然要问：细菌自养的概念是什么？根据这种概念，微生物界中哪些类群是属自养生物呢？

生命的自养生活方式是生命的一种类型。自养（作用）即“自我营养”的意思。早在1885—1888年，当维诺格拉斯基研究硫细菌、铁细菌时，首次提出了一个名词——“无机物氧化类群”，并给它规定了六条标准，归纳起来主要是三条：（1）无机物的氧化是唯一的能量来源；（2）二氧化碳是唯一的碳素来源；（3）不能利用有机物质，有机物质有抑制其生长的作用。

近几十年来，随着比较生物化学和比较生理学知识的积累，人们对微生物的生活方式有过许多争论和探讨。大家感到，上述几条标准太理论化、太严格了。以此衡量，微生物中完全符合这几条标准的为数实在太少了，从而提出不少修改和异议。

在五十年代,有人建议把自养细菌的标准压缩为两条,即靠氧化—特定的无机物获得能量及以二氧化碳为碳源。按照这样的标准,只有硝化细菌和硫化细菌的某些种可以符合。看来定义仍然显得太窄。

从七十年代起,关于细菌自养概念的争论就更深入化了,观点不一,主张很多,概括起来,主要有两种主张。

一种认为以二氧化碳为基础的碳代谢的专性自养菌是不存在的,它们至少可以部分地得自其它来源。因此主张不采用“自养性”一词,改称“化能无机营养性”,也就是说,是通过无机化合物的氧化,产生代谢上有用的能,以供生长;并且还主张在酶学水平上下定义,认为真正的自养细菌必须具有卡尔文循环的两种关键酶——二磷酸核酮糖羧化酶(羧基歧化酶)和磷酸核酮糖激酶(详见第七章)。

另一种意见是认为自养细菌仍然是一个实体,主张扩大自养细菌的范围,以新的知识(如碳素代谢途径)修正细菌的自养含义,开阔自养的视野,扩大自养概念的范围,给原定义补充新内容,即“旧瓶装新酒”。具体说来,有以下几点:

(1)根据蓝细菌(蓝藻)在进化上属原核生物,它们和细菌的亲缘关系较为密切,在碳代谢方面也与自养细菌有许多相似之处。所以,就把蓝细菌扩大到无机营养菌范围之中了。这样,无机营养菌就有三类:化能无机营养菌、光能无机营养菌和光合蓝细菌。

(2)近年来,有人把从氧化1-碳化合物(甲烷、甲醇等)取得能量的甲基营养菌也算作是无机营养菌,因而自养细菌又被分成化能无机营养菌、光能无机营养菌和甲基营养菌三类。

(3)主张按照碳素同化途径分类的人,又把自养菌分成三类,即二磷酸核酮糖途径类群(包括以往的全部光能自养和化能自养细菌)、单磷酸核酮糖途径类群(包括同化甲烷、甲

醇的好气性氧化菌)以及丝氨酸途径类群(详见第六章)。

自养的概念经过修改、扩大后,表面上看来好像已变得面目全非,其最初的含义已荡然无存了。可是,科学的发展总是在螺旋水平上不断重复,不断前进。目前人们对自养概念的认识只是在生化水平上更加深入了一步。

总的说来,自养的最初概念基本上还是正确的,目前一般广为接受的自养概念是指通过无机物的氧化获得能量(或以还原态的无机物或水作为电子源进行光合磷酸化作用),并经卡尔文循环固定二氧化碳构成细胞物质。

二、微生物的营养类型和

自养微生物的类群

(一)微生物的营养类型

细菌是原核生物,它能利用极其繁多的化合物而生长。但是,其中也有少数种类只能利用1—2种化合物作为生长的能源和碳源,它们多数属于自养微生物。

根据微生物合成主要代谢物质的能力,可以将它们分为自养微生物和异养微生物。异养微生物与自养微生物不同,它本身不能自无机化合物合成细胞有机物,必须从外界环境中取得有机物作为生长的能源和碳源。

按照微生物的能源不同,又可分为光能合成生物和化能合成生物。前者能将光能转化为自身生长的化学能,后者利用无机物或有机物氧化反应所产生的化学能。

通常按照获得能源和碳源的不同方式,将微生物分成四种营养型:

1. 光能无机营养型 这群微生物含有光合色素,能进

行光合作用；二氧化碳是其主要碳源，还原二氧化碳所需要的供氢体为还原态的无机物、氢或水。

2. 光能有机营养型 该型的微生物，能源也是来自光能，但是它们以有机物为供氢体，还原二氧化碳，合成细胞物质；生长时多数需要外源生长素。

3. 化能无机营养型 它们从无机物的氧化过程中获得能量，以二氧化碳为主要碳源和以其它无机含氮化合物作为氮源合成细胞物质。

4. 化能有机营养型 该类型的微生物从有机化合物的氧化过程中获得能量，以有机化合物为主要碳源。氮源可以是无机的或有机的。这类微生物的种类很多，腐生性和寄生性微生物都属于此型。

现把微生物的四种营养类型综合于表 1-1。

表1-1 微生物的营养类型

营养类型	主要能源	供氢体	主要碳源	存 在
光能无机营养型	光	无机物	CO ₂ ，同化有机物者少见	植物，某些原核微生物
光能有机营养型	光	有机物	主要为有机物，也能同化CO ₂	藻类、细菌
化能无机营养型	无机物的氧化	无机物	CO ₂	细菌
化能有机营养型	有机物的氧化	有机物	有机物	动物、真菌、原生动物和多数细菌

上述微生物营养类型的区分并不是绝对的，若对微生物全部生活方式进行详尽分析，则自养型和异养型、光能型和化能型之间是不能绝对区别的，在不同营养型之间还存在中间类型。事实上，绝对以二氧化碳为基础的碳代谢是不存在的，即使是专性无机营养菌，也能不同程度地同化某些有机化合物；并且，真正属于专性化能无机营养菌的种类并不多，不少种类都是兼性自养菌。例如，氢细菌既能自养性生长，又能异养性生长；还有一些菌株具有混合营养生长的特性，即在自养

和异养生活条件下同时进行生活，这是一个很有趣的生物学问题。

(二) 自养微生物的类群

根据能量来源不同，自养微生物分为光能无机营养菌和化能无机营养菌两大类群；再按照它们特殊的能源不同，又可分为某些生理亚群。

1. 化能无机营养菌 这类微生物可以在完全无机的培养基上生长，以二氧化碳或碳酸盐为主要碳源，从无机物的氧化反应中获得能量。这种生活方式仅见于原核生物，它们多数为好气性细菌。

根据化能无机营养菌对无机底物氧化的专一性，认为有四种生理亚群（表 1-2）。

表1-2 化能无机营养菌的生理类群

生理类群	可氧化的基质及电子供体	电子受体	氧化代谢产物
硝化细菌 { 亚硝酸细菌	NH_4^+	O_2	NO_2^- , H_2O
	硝酸细菌	O_2	NO_3^- , H_2O
硫化细菌	H_2S , S , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$, Fe^+	O_2 或 NO_3^- ①	SO_4^{2-} , H_2O , Fe^{+++} , N_2
氢细菌	H_2	O_2	H_2O
铁细菌 ②	Fe^+	O_2	Fe^{+++}

① 脱氮硫杆菌 (*Thiobacillus denitrificans*) 在厌气条件下以 NO_3^- 为电子受体，进行反硝化作用。

② 至今尚未被分离为纯培养，也未完全证明能进行化能自养生长，故本书不作详细介绍。

(1) 硝化细菌：硝化细菌有两个亚群，一类是将氨氧化为亚硝酸的亚硝酸细菌；另一类是将亚硝酸氧化为硝酸的硝酸细菌。它们对基质的要求有严格的专一性。除硝化杆菌属 (*Nitro-*