

北京农业大学丛书

微生物生理学 及免疫学讲义

Н. И. 尼古拉恩柯著

高等教育出版社

北京农业大学丛书



微生物生理学 及免疫学讲义

Н. И. 尼古拉恩柯著

“古拉恩柯”学经

本书是根据苏联专家 И. И. 尼古拉恩柯于北京农业大学讲授的讲稿译出的。全书共分三章。主要内容是全面阐述微生物生理学、免疫学、噬菌作用学说的一般性理论基础知识。可供高等院校微生物学教学参考及科学研究工作者参考之用。

本书系由北京农业大学狄伯雄、馬世昌、郑国强、万宝藩、肖佩衡等同志合译，由肖佩衡、刘书芹同志校订。

微生物生理学及免疫学讲义

И. И. 尼古拉恩柯著

北京农业大学译

高等教育出版社出版 北京宣武门内承恩寺7号

(北京市书刊出版业营业许可出字第054号)

京华印书局印装 新华书店发行

统一书号 13010·734 开本 850×1168 1/32 印张 57/16

字数 128,000 印数 0001—1,000 定价 (6) ¥0.55

1960年2月第1版 1960年2月北京第1次印刷

目 次

第一章 微生物生理学	1
第一节 微生物的化学成分	1
第二节 微生物的营养	10
第三节 微生物的呼吸作用	20
第四节 微生物的酶及其在微生物营养和呼吸过程中(新陈代谢时)的作用	29
第五节 微生物的生长与繁殖	44
第六节 微生物的阶段发育	56
第二章 免疫学	64
第一节 免疫学概說	64
第二节 有机体的抵抗力或屏障装置	68
第三节 炎症和吞噬作用	72
第四节 免疫的种类	76
第五节 抗原学說	83
第六节 蛋白性和非蛋白性的完全抗原	84
第七节 半抗原(不完全抗原)	86
第八节 半半抗原	88
第九节 抗原的特异性	89
第十节 天然抗原和异嗜性抗原	91
第十一节 物理学因素和化学因素对于抗原的作用	92
第十二节 細菌的抗原构造	93
第十三节 純抗原	96
第十四节 免疫体和免疫反应学說	98
第十五节 免疫体在有机体内形成的部位	100
第十六节 抗体种类及免疫反应	102
第十七节 抗毒素	102
第十八节 凝集素和凝集反应	105
第十九节 沉淀素和沉淀反应	107
第二十节 溶解素和溶解反应	110
第二十一节 溶血素	112
第二十二节 补体及其特性	113
第二十三节 調理素和亲菌素	116
第二十四节 抗体的統一性与多样性	118

第二十五节	抗体形成的机制, 免疫的实质及特异性问题	119
第二十六节	由巴甫洛夫神经论学说看神经系统在免疫中的作用	127
第二十七节	反射在免疫中的作用及免疫生物学反应的条件反射性变化	129
第二十八节	滤过性病毒性疾病免疫的某些特点	134
第二十九节	免疫学说的实际应用	139
第三十节	变态反应与过敏反应学说	142
第三章	噬菌体作用学说	156
第一节	噬菌体作用学说概说	156
第二节	噬菌体形态学	158
第三节	噬菌体与微生物细胞的相互作用过程及噬菌体的繁殖	159
第四节	抗溶菌或对噬菌体具有抵抗力的培养菌	162
第五节	噬菌体的特异性	163
第六节	噬菌体的抗原特性	164
第七节	噬菌体的抵抗力	165
第八节	噬菌体活性的测定	165
第九节	噬菌体在自然界的分布	166
第十节	噬菌体的本质问题	166

第一章 微生物生理学

第一节 微生物的化学成分

微生物生理学是微生物学总論中最重要的部分之一。因为这一課程研究的最終目的是要揭露自然界中物質循环过程的实质，即腐敗、硝化作用、反硝化作用、发酵以及磷、硫、鉄的轉化的实质，同时也要揭露人畜和植物疾病的本质。为此，需要深刻地認識并正确地了解微生物在营养、呼吸和繁殖时所发生的生物化学过程。对微生物生理学的深刻認識使我們能够正确地調节它們的生活机能，促进有利于我們的微生物的发展，目前这些微生物被广泛地应用于发酵工业、食品工业、生物化学工业和农业上；这种認識也使我們能够更有效地同有害的微生物进行斗争，这些微生物能分解并敗坏食品和飼料，也能引起人畜和植物的疾病。在了解了微生物生理机能的本质和它們与周圍环境相互关系之后，我們就能有意识地、有目的地影响微生物的本性，从病原性的种內得到它們非病原性的变种并用以防治人和家畜的傳染病。为了揭露微生物生理机能的本质，首先必須了解微生物的形态和結構，它們的特性以及构成微生物細胞的主要化学元素。細胞的化学成分及細胞内化合物的結構，一方面可以決定細胞生命活动的特殊性質，另一方面也可以決定它对周圍营养环境的依賴关系。最近二十五年来，在微生物細胞化学的研究方面有着很大的成就，但是这門科学仍然发展得很慢并有着很多的困难和障碍。因为細胞是由各种复杂的化合物构成的，这些化合物又結合成为更复杂的綜合体，所以研究細胞化学就需要高度发展的微量化学、結構化学和分离复杂生物

化合物为純态物質的完善分离技术。微生物細胞化学分析的困难, 还在于細胞化学成分迅速和經常地变化。例如, 在 20—30 分鐘內細胞就完成了分裂和生长, 同时在这个短時間內, 微生物体内也发生了对細胞化学成分有重大影响的新陳代謝。另一方面周圍环境的各种因素也对細胞的化学成分有很大的影响。例如, 将病原微生物培养在 37°C 的条件下微生物細胞內所积蓄的有机物較 22°C 时为多。因为在 22°C 时生长較慢。同时很多研究証明了細菌幼齡培养物所含干物質較老齡培养物为多。微生物的細胞具有容易适应各种培养基的特性。因此, 另外的物質就能进入微生物的細胞, 这就不可避免地引起細胞內化学成分的一些改变。但是, 目前正在克服所有这些困难, 并且也已确定細菌的細胞是由下列主要化学物質构成的:

1. 水;
2. 糖(无氮的和含氮的多糖以及特殊的多糖);
3. 蛋白質(簡單蛋白質和复杂蛋白質);
4. 类脂質(中性脂肪、磷脂質和类脂質);
5. 多糖脂綜合体;
6. 蛋白質, 类脂質和糖分解的中間产物;
7. 生长物質;
8. 无机物質。

水 按照細菌細胞所含化学成分的数量而言, 水是主要的組成部分, 在大多数的生长着的細菌細胞內, 水的含量占細胞全部重量的 75—85%, 而干物質为 15—25%; 但是必須考慮到細胞內水的量不是固定不变的, 已經确定細胞內水的含量随着培养的时间而增加, 例如: 培养四天的灵杆菌所含水分 79.02%, 而培养十六天的灵杆菌所含水分增至 85.55%。反之, 当芽胞杆菌形成芽胞时发生脫水現象, 水的含量只达 40%。細菌細胞內的水分, 一部分与細

胞的其他成分相結合，另一部分則呈游离状态存在。細菌細胞內的水分很多，是因为水在細胞的生活中完成着各种各样的重要机能。例如：水可做为分散的間質：細胞內的有机物质(蛋白質、类脂質和多糖等等)在細胞內呈胶体状态存在，因为它们在水中呈悬浮状态，所以比較容易进行各种不同微粒的結合。水在細胞內也可作为溶剂，細胞內各种物质，無論是有机物或是无机物，由于呈溶解状态，所以就更容易参加化学反应。細胞內的水分也是氫离子和氫氧离子的来源， $\text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{H}^+ + \text{OH}^-$ ，当細胞內进行化学反应时，这些离子被各种物质所利用。此外，当物质水解时，細胞內的水分也常常起着化学組成部分的作用，例如， $\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11} + \text{H}_2\text{O} \longrightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ 或 $2(\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6)$ 。

上述种种即微生物細胞內水分的多种多样的作用。当水的平衡破坏时，細胞內的新陈代谢也就被破坏。而在干燥的条件下，无芽胞杆菌很快死亡。

有机物质 微生物細胞內干物质的含量占細胞物质总量的15—25%，其中90—97%的干物质由有机物构成(蛋白質、核酸、类脂質、糖以及其他的化合物)，3—10%的干物质由无机物质組成(灰分元素)。有机物质中的蛋白質对于細胞的生命具有极重要的意义。所以細菌細胞的大部分干物质是由蛋白質組成的，蛋白質分布在細胞質、細胞核和其他的細胞結構中，蛋白質的量常达干物质重量之80%；但是并不是所有的細菌都含有这样多的蛋白質，常常有些細菌，其体内蛋白質的含量总共只占干物质重量的13—14%。蛋白質含量的这种变化首先决定于培养基的成分、营养条件和細菌种的特性。例如，在細菌显著地趋向荚膜形成时，其体内的蛋白質最少。研究細菌蛋白質本性时确定，这些蛋白質虽然不同，但多半属于球蛋白、白蛋白和谷蛋白三类。它們基本上是簡單蛋白質和复杂蛋白質两大类。簡單蛋白質在水解时产生，酪氨酸、亮

氨酸和色氨酸等等。細胞內的複雜蛋白質是簡單蛋白質和非蛋白質基化合形成較複雜的化合物，多半是蛋白質與胸腺核酸的化合物(核蛋白)。細菌細胞體內的簡單蛋白質與核蛋白之間在量的對比關係上有着很大的變化，因此許多學者也就得到了關於這個問題的各種不同的資料。根據捷瓦格斯莫連斯和列克緬的資料，核蛋白約占細胞干物質總量的80%。別洛捷爾斯基也證明許多細菌的50—80%的干物質是由核蛋白組成的。根據近幾年來的研究證明在許多細菌細胞內，核蛋白占細胞蛋白性物質總量的1/2到1/3。各種核蛋白之間無論就其所含核酸的類型或是數量都有着區別。這一點具有很大的意義，因為不要說是細菌細胞內氨基酸成分在質上的差別，就僅是量的差別就能引起細菌細胞抗原特性和其他生物學特性的差異。細菌細胞內游離核酸的含量是因細菌的種、同種的菌系、培養基和培養時間的不同而有着很大的差異。其大部分核酸與蛋白質和細胞結構的其他複雜的原子團相結合。有些種和菌系的細菌，很大部分的核糖核酸呈游離狀態存在，這種核糖核酸在振轉菌素顆粒狀態下可以看到。粘液性細菌細胞膜的成分中除簡單蛋白質和核蛋白外，還有糖蛋白或粘蛋白，它們在水解時分解為蛋白質和糖。

糖 細菌細胞的有機物中除蛋白質外，糖亦有很大的作用。細菌細胞的干物質含有10—30%的糖。細菌的糖特別是在細胞膜和粘液層內的糖大部分與蛋白質及類脂質呈化合狀態而存在。用水解的方法分離這些複雜的物質，可以發現糖。但是在有些微生物的細胞質中，也可以發現相當大量的呈糖原、糊精及其他糖類內含物形式的游離糖。細菌的糖主要是多糖，但是也有其他形式和含氮的複雜多糖。因此細菌的多糖可以分為：含氮多糖與無氮多糖兩大類。屬於無氮多糖類的為Ⅱ、Ⅲ、Ⅷ型肺炎球菌莢膜的多糖，這種糖在完全水解時，分解為葡萄糖和葡萄糖醛酸。從結核桿菌的某

些菌系中也曾分离出了无氮多糖。含氮多糖水解时分解成蔗糖、氨基糖和氨基酸。这种多糖也能见于I、IV、XIV型肺炎球菌、白喉杆菌和结核杆菌的某些菌系内。从I型脑膜炎球菌中曾分离出多糖，其组成成分不仅有氮，而且有磷。从细菌体表多糖提纯的许多研究中，阐明了微生物的一系列特异性血清学特性。例如肺炎球菌根据其荚膜内多糖所决定的血清学特性，已分离出四十多型，同时有些类型的肺炎球菌是含有无氮多糖，而有些类型的肺炎球菌则含有含氮多糖。因而多糖的综合体不仅说明细菌种的特异性，而且也说明同一菌种的各个类型的特异性。

脂类 微生物的脂类主要集中于细胞膜内及细胞质的外层。因为脂类是组成细胞原生质膜的重要物质，当微生物细胞行营养和呼吸作用时，脂类能影响物质由一种相转变为另一种相而进入细胞的渗透性。要得出微生物细胞中脂类含量的一定规律是不可能的，因为有时候大部分脂类与细胞的糖和蛋白质相结合，如果不用水解的方法而只用脂肪溶剂是不能提取这种脂类的。脂肪溶剂有时不能完全离析出细胞的脂类。此外，各种微生物的脂类的含量是有很大的差异，例如：分枝杆菌及其他细菌，它们的脂肪成特殊的内含物储积于细胞质中，脂类的含量可曾达至干物质的40%。相反，白喉杆菌所含脂类只达5%，而嗜酸性乳酸杆菌所含脂类为7%。但是一般仍认为大多数微生物细胞的脂类含量稍低于其干物质总量的10%。细菌的脂类是由游离脂肪酸、磷脂、中性脂肪和蜡质组成的。其中游离脂肪酸是主要成分，例如：伤寒沙门氏菌及白喉杆菌的脂类几乎只由游离脂肪酸所组成。与此相反嗜酸性乳酸杆菌所含的游离脂肪酸却只占其体内析出的脂类的28%。脂肪酸的成分多半是硬脂酸、软脂酸和油酸，有时候发现有月桂酸、丁酸、亚麻油二烯酸和己酸。有些细菌，如结核杆菌除了含上述各种脂肪酸外还含有以前所不知道的结核菌硬脂酸和结核

菌酸。細菌的中性脂肪主要是由高級脂肪酸和糖的脂所組成，同時其相對含量是不多的。禽型結核桿菌的蜡質皂化時產生 84% 的高級脂肪酸，10% 非皂化物質和 13% 的糖，但是人型結核桿菌的蜡質皂化時卻產生少量的低級脂肪酸（分枝菌酸）和結核菌蜡醇。細菌脂類中磷脂的含量同樣也有很大的差異例如：白喉桿菌的磷脂占干物質的 0.4%，嗜酸性乳酸桿菌占干物質的 2.3%，而結核桿菌占干物質的 6.5%。細菌的磷脂與動物的磷脂是不同的，這種磷脂的含量較低，幾乎不含甘油，只含有糖及特种脂肪酸。嗜酸性乳酸桿菌的磷脂水解時，產生 55% 脂肪酸、20% 多糖、25% 的甘油磷酸和胆鹼。這就是關於微生物脂類的簡短的說明。

無機物質 細菌細胞的灰分元素僅占其干物質的 3—10%。屬於灰分元素的有：磷、硫、鉀、鈣、鎂、鐵、鈉、氯等。其中磷、硫和鉀對細胞的生活有特別重大的意義。硫是合成細胞蛋白質不可缺少的物質。磷是合成核蛋白、卵磷脂和其他含磷化合物所必需的物質。其他元素對細菌的正常生長也是不可缺少的。但是有機物及無機物中灰分元素的含量到目前為止尚未確定出來。現在只知道核酸、磷脂和許多輔酶分子中含有很多磷。革蘭氏陽性細菌細胞質的核糖核酸化合物中含有鎂。鐵是細胞色素的組成部分。硫是穀氨酸硫、胱氨酸和蛋氨酸的分子成分。除上述灰分元素外，微量元素硼、鋁、鋅、錳、鈷、鎳、鈾等對細菌的生活也有很大的意義。這些元素在營養液中雖然很少，但對細菌的發育卻有很大的刺激作用。細菌細胞灰分元素的含量有很大的變化，這種變化依細菌的種、生理機能和培養基成分的不同而轉移。已經確定硫磺細菌比其他細菌含有較多的硫，鐵細菌較其他細菌富於鐵，而海洋微生物則富於鈉和氯。關於細菌細胞化學成分的現代資料基本上就是這樣。

應用細胞學的直接法和間接法。屬於直接法的首先是微量化

学法,現在,在細菌細胞化学成分的研究中微量化学法有两种,第一,細胞質成分經选择染色后,进行显微鏡檢查;第二,經分离并取得純淨的細胞成分后,进行化学分析。第一种方法只能給我們一个关于細胞內所含化学成分的一般概念;例如:脂肪滴可以用鐵酸染成黑色,淀粉顆粒可以用碘液染成藍色,糖原可以染成黑褐色。纖維素遇到氯化鋅时就被染成藍色,而几丁質則染成紫色。第二种微量化学分析法較为精确,但在操作上要困难得多。这种檢查首先需要大量的細菌。例如:要获得1毫克的灰分必須燒死將近三百亿个細菌(一个細菌的重量=0.000,000,000,4毫克)。此外,在进行化学分析之前,必須洗滌和反复离心的方法除去微生物块中的培养基的成分。准备作分析用的培养物,應該培养在一定化学成分的培养基上。在檢查时,可用球磨机把微生物体磨碎,然后分餾其組成物質,用沉淀剂和吸附剂分离其各个成分,随后測定所得物質的性質和特性。細胞学間接法是根据細胞的物理-化学資料或血清学-生物学資料的分析而作出結論。例如:給动物注射未破坏的微生物細胞,我們假定其中含有“O”抗原和“Vi”抗原,如果由于这种注射在动物体内迅速形成了强反应的抗体,当將該动物的血清与未破坏的微生物細胞混合注射其他动物体内而能使其免于实验性感染时,这就說明微生物有“Vi”抗原并位于細胞表面。如果抗体不与未破坏的細胞发生反应而与破坏了的細胞的一种成分发生反应,則說明抗原是存在于細胞內的較深部位,这种抗原显而易见是“O”抗原。間接研究法的其他例子是,根据内生孢子在无氮培养基上发芽和进一步生长之特性的研究,以查明蕈状杆菌内生孢子中所吸收的氮。

为了更进一步地揭露細菌营养的实质,除了細胞成分的化学鉴定外,还必须了解微生物細胞的某些物理学特性,特别是細胞膜的特性,因为細胞內整个新陈代谢过程都是通过細胞表层来实现

的,借助于細胞表层的渗透作用,透入营养物质并从細胞内排出代謝产物。細胞内的新陳代謝决定于下列因素:如原生質膜的渗透性,細胞内和細胞外的培养基中因物质濃度不同而造成的渗透压,进入細胞内的物质在水和类脂质中的溶解度和这些物质在細胞内发生反应时的易轉化性。原生質膜的渗透作用是有选择性的,这种选择性首先决定于原生質膜孔度的大小和孔壁胶体离子的电荷。带有相同离子电荷的物质就不能透过原生質膜的孔隙,如果物质的体积不超过原生質膜孔度并具有相反的离子电荷便可以通過半渗透膜。除原生質膜孔度的大小和孔壁胶体的电荷外,細胞内的渗透压对营养物质进入細胞具有决定性的意义。生长細胞内的渗透压总是高于細胞周围的培养基的渗透压。因此,水和水中的营养物质大量通过半渗透膜而进入細胞,故細胞呈膨胀状。細胞内的渗透压在生长的最初几个小时内逐渐升高,然后慢慢下降,同时培养基的渗透压随着升高,这就促进了細胞内代謝产物的排出。因此,細胞内的新陳代謝,在很大程度上是决定于渗透压的不平衡性。物质进入細胞,除上述理化、規律外,其化学结构也具有很大的意义。很多研究証明;和其他化合物,不分解为离子也能很快地进入細胞,但是,如果其分子中含有氨基,羟基或羧基,則其进入細胞的能力便发生剧烈的改变。例如:带有一个醇基的乙醇透入細胞比具有二个醇基的次二基乙二醇要容易得多,而带有三个醇基的甘油透入細胞却很慢而且很困难。在有机酸的基团中也同样可以見到这种現象:如带有一个羧基的脂肪酸透入細胞比羧酸容易得多,一元酸比二元酸容易进入細胞。无机盐中的硷金属盐和硷土金属盐,透入細胞都相当迅速。至于周圍环境中的蛋白质和脂肪的复杂有机化合物,細胞的半渗透膜是其不可克服的障碍。这些物质在被細胞吸收以前,必須分解为氨基酸和其他类似的化合物,这一过程是借助于細菌細胞的放热反应来实现的。所有进入

生活細菌細胞內的營養物質，在細胞內進行轉化，也就是說，這些營養物質借助於各種合成反應，轉化為複雜的有機化合物（蛋白質，脂類，糖及其化學綜合體），這些有機物被用來構成細菌細胞體。因為它們具有膠體的性質，所以不能反方向的擴散到營養基質中去，而成為生活細胞質的新的組成物質，這些物質保證着細胞的生長與繁殖。細胞內有機物的合成過程是極其多樣的，例如：糖部分被氧化後，產生含有酮基的有機酸。由簡單的氨基酸能夠進一步合成複雜的氨基酸，簡單氨基酸和複雜氨基酸的進一步相互結合的結果可以形成蛋白質，這些蛋白質是細菌細胞質的基礎。但是，在細胞質形成時，微生物還需要脂類，這些脂類與蛋白質結合，生成脂蛋白質綜合體。細胞內的脂類也可借許多有機物轉化時的氧化還原過程形成。在這些轉化過程中很容易形成甘油和各種高級脂肪酸。在生物化學變化的過程中，細菌細胞內經常產生的乙醛，也可以促進這些脂肪酸的形成。乙醛的分子數增多後，發生縮合反應，產生各種脂肪酸。例如：由二分子乙醛生成丁酸，三分子乙醛可生成己酸等等。在細菌脂肪酸的參加下，高級脂肪酸與甘油發生交互作用，可以形成各種脂肪和類脂質，這些物質被用來構成細菌的細胞質。細胞質中所含的其他有機物質，不僅可借氧化還原過程而且還可借脫水的方法形成，即從物質的幾個分子中脫去水分形成更複雜的有機物質以構成細胞質。這些有機物質的全部合成過程都是吸熱的。為了進行這些過程，細胞必須消耗一定的能量。為了獲得這種能量，進入細胞內的部分營養物質，在細胞內發生各種氧化過程，當這些物質分解時就放出必要的能量。這一氧化過程的最終產物，可以通過細胞的半透膜排在周圍環境中。由於營養物質轉化成細胞質的複雜有機化合物，進入細胞的營養物質的濃度就降低了，細胞和周圍環境的平衡遭到破壞，這樣細胞內所缺乏的物質進入細胞造成了新的條件。從而就造成了新陳代

謝的不断循环。新陳代謝的全部复杂过程，最終都是以扩散作用为基础，也就是以营养物质透入細胞和細胞所不需要的代謝产物由細胞內排出为基础。但是这种代謝只能在营养物质溶解在水中的情况下才能进行。但是我們知道，有很多物质在水中是不溶解的。那么这些物质是怎样扩散到細胞中去的呢？它們只能在細菌特殊催化剂（細菌的酶）的作用下，被細菌預先溶解以后才能进行扩散。关于酶的研究，我們以后再讲。

在开始研究各种微生物群的营养方式以前，必須先談一下細菌細胞发育所必需的营养物质的一般原理。在細菌細胞的新陳代謝中，长期以来分为組成作用与能量作用两部分：組成作用即形成細胞体的复杂有机物的合成过程；能量作用即細胞为了获得生活所必需的能量而進行的物质分解过程。第一种作用叫做营养作用；第二种作用叫做呼吸作用。这种区分是极其假定的，因为糖类及其他有机物既能用作細胞的可塑性（組成）物质，又能用作能量物质以取得能量。另一方面，在能量作用时（氧化还原呼吸过程中）所形成的酸类和醇类，不仅不从細菌体内排至周围环境中，反而被用来构成細菌体。由于这两种作用的区分，长时间来把营养物质也分为两大类：第一类是被細菌細胞氧化或分解以获取能量的化合物；第二类是合成細胞质复杂有机物的营养物质。这种分法已为上面举的例子所推翻，因为同一种物质，可以同时用于細菌的两种作用。下一讲我們將詳細地讲到营养物质的来源和营养方式的問題。

第二节 微生物的营养

各种不同的細菌按其所需要的营养物质和营养来源的不同，彼此間有着很大的差別。尤其是在碳素和氮素来源方面更有不同，例如，有些細菌只在无机环境中发育，它們不需要有机化合物，

因为它们可以从二氧化碳中获得碳，从硝酸盐及其他无机化合物中获得氮。并能由这些无机物合成本身細胞質的复杂有机物质。另一方面，也有很多細菌在营养时要求形成完全的复杂有机物质。細菌在这些有机物质分解时可以取得碳素和氮素。

微生物的碳素营养 根据細菌的碳素来源，通常把細菌分为两大类：即由二氧化碳中吸收碳素的自营菌（或称无机营养菌）和由現成的有机化合物中吸收碳素的异营菌（或称有机营养菌）。現在还从异营菌中人为地分出了第三类，即寄生菌，这是人畜的严格寄生物，它們在营养时需要生活細胞和組織中的有机化合物，但是，这种区分是极其假定的，因为許多寄生物無論在人畜的机体內或在外界环境中都能生存，并进行新陈代谢，例如：炭疽杆菌（*Bac. anthracis*）破伤风杆菌（*Bac. tetani*）等，能在外界环境中生存几十年。

自营菌（无机营养菌）的碳素吸收类型，与綠色植物的細胞相似。它們利用外界环境中及自己体内（内生性的）的二氧化碳并将其变为构成細胞質的复杂有机化合物。細菌或者象綠色植物那样，利用太阳能作为合成过程所必需的能量来源，或者借助于无机物质的氧化而取得能量。前者是光合作用，后者則是有机物质的化学合成。只有有色細菌才能营光合作用，因为它们們的細胞質中含有与植物細胞中叶綠素相似的色素。例如，紫色硫磺細菌，細胞內含有特殊的色素：菌紫質与菌綠素。菌紫質的化学成分与类胡萝卜素相似，菌綠素呈綠色，在空气中氧化时能生成与叶綠素相似的物质。菌綠素的太阳能吸收光譜与叶綠素非常相似。有色硫磺細菌依靠这些色素吸收太阳能并轉化硫化氢，硫化氢是硫磺細菌还原二氧化碳时所必需的氢的来源。因此，阳光和硫化氢对紫色和綠色硫磺細菌的发育是不可缺少的。这一点也正是紫色和綠色硫磺細菌的光合作用不同于綠色植物細胞的地方，綠色植物依靠

水的光解获得氢，而硫磺细菌则是依靠硫化氢获得氢。绿色硫磺细菌改变硫化氢的结果形成了硫： $(\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{S} \longrightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{H}_2\text{O} + \text{S}_2)$ 。而紫色硫磺细菌转化硫化氢则形成硫酸： $2\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{S} + 2\text{H}_2\text{O} \longrightarrow 2\text{CH}_2\text{O} + \text{H}_2\text{SO}_4$ 。

在自营菌(无机营养菌)中,当形成有机物时,常见的不是光合作用而是化学合成作用,在化学合成时,细菌借助于氧化无机物质的方法获得合成所必需的能量。硝化细菌、无色硫磺细菌、硫化细菌和铁细菌等都属于这种自营菌。这些细菌不同于其他各种细菌,它们的新陈代谢的生理学过程有着自己的特点。在这些细菌的细胞内同时发生两个作用:氨氧化成亚硝酸,然后再氧化成硝酸以及依靠在这个过程中所释放出来的能量把二氧化碳还原成有机化合物。硝化细菌就是这样进行物质转化的,因此在硝化细菌的生活中需要铵盐和二氧化碳。无色硫磺细菌也可以用同样的方法进行化学合成,差别只是其还原二氧化碳的能量来源不同。为了获得能量它们氧化的不是铵盐而是硫化氢并把硫化氢转变为硫酸,然后,同样依靠已经获得的能量把二氧化碳还原成本身细胞质的有机化合物。硫化细菌、氢细菌和铁细菌也具有同样的化学合成机制,它们的差别只是每种细菌吸收二氧化碳并将其还原成有机化合物所需要的能量来源不同。为了获得能量硫化细菌氧化硫代硫化物、四硫化物和分子硫成硫酸。氢细菌的氢经氧化则成为水,而铁细菌则氧化低铁盐为高铁盐。

由此可见,二氧化碳是自营菌碳素的主要来源。它们或是用氧化各种无机物的方法(化学合成),或是利用太阳能(光合作用)以取得还原二氧化碳所必需的能量,把二氧化碳还原成各种有机物。

第二个类型包括异营微生物(有机营养微生物)最广泛的各种类群,这些微生物只能以含碳的现成有机化合物作为碳素营养来