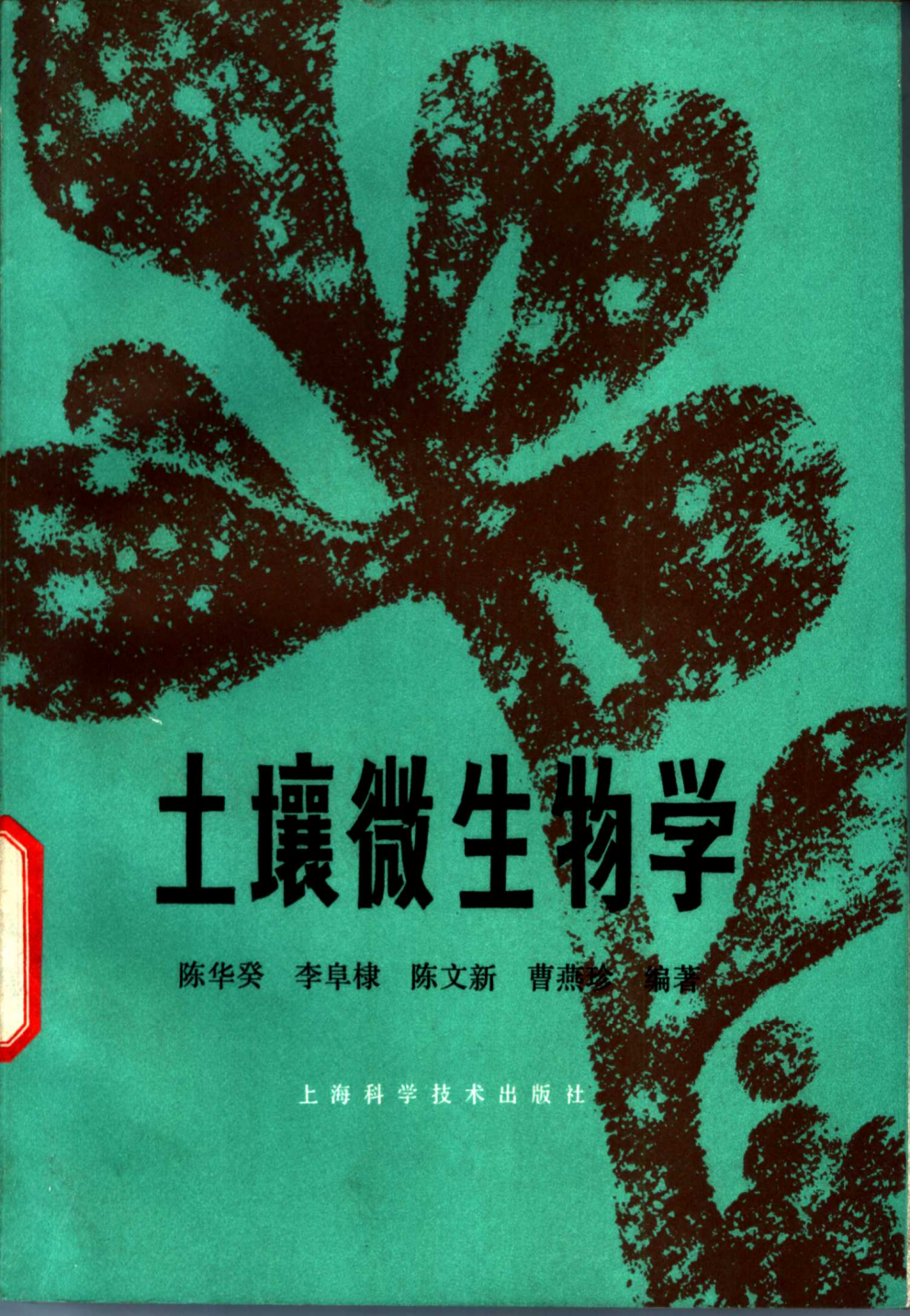


A black and white electron micrograph of a soil microorganism, possibly a bacterium, showing a central body with several long, thin, hair-like appendages (flagella) extending outwards. The background is dark and grainy.

土壤微生物学

陈华癸 李阜棣 陈文新 曹燕珍 编著

上海科学技术出版社

土壤微生物学

陈华癸 陈文新
李阜棣 曹燕珍 编著

上海科学技术出版社

土壤微生物学

陈华癸 陈文新 编著
李阜棣 曹燕珍

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

本书由上海发行所发行 上海中华印刷厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 10.75 字数 232,000

1981年5月第1版 1981年5月第1次印刷

印数 1—8,000

统一书号: 16119·711 定价:(科五) 1.10元

序

我国土壤微生物学的研究工作基本上是中国诞生以后开始的，那时它作为一个独立的学科在国外已走过了半个多世纪的发展道路。在党和政府的关怀和科学工作者的努力下，经过十五年左右的时间（到60年代初期），我国在这一学科的某些方面已接近当时的国际水平。1964年在武汉举行的全国土壤微生物学专业会议，基本上总结了建国后将近十五年在土壤微生物方面的研究成就。但是由于林彪和“四人帮”对我国科学事业的摧残，土壤微生物学的发展同其他学科一样受到了严重摧残，主要方面的研究工作在一个阶段中基本上处于停顿状态，因而使得我国土壤微生物学的现状同现代化的要求不相适应。学习和总结土壤微生物学的现代成就已是我们面前的一项迫切任务。

本书着重介绍土壤微生物学的基础知识和基本规律，重点是植物营养元素的生物循环，也兼顾到土壤微生物学发展的一些新动向，力求反映这一学科70年代的成就。它以土壤学、普通微生物学和生物化学等作为基础，在讨论问题时尽量避免不必要的重复。本书可供土壤微生物研究人员、大专院校农业微生物专业师生和其他有关科学工作者参考。

本书由华中农学院和北京农业大学农业微生物专业共同编写，在编写过程中，中国科学院南京土壤研究所有关的同志提供了部分资料，深表感谢。由于编者水平的限制，错误和欠妥之处在所难免，欢迎读者批评指正。

1979年9月

目 录

土壤微生物学发展简史——代绪论	1
第一章 土壤微生物的种类和分布	10
第一节 土壤微生物的种类	10
1. 土壤中常见的微生物类群	10
2. 土壤微生物的生理群和优势种	15
3. 土壤微生物的数量和生物量	18
第二节 土壤环境条件对微生物的影响	20
1. 土壤水分与微生物的关系	21
2. 土壤空气与微生物的关系	25
3. 土壤矿物质与微生物的关系	27
4. 土壤有机质与微生物的关系	28
5. 土壤温度与微生物的关系	30
第三节 微生物在土壤中的存在状态及分布	31
1. 微生物不同生长型在土壤中的存在状态及扩散 活动	31
2. 微生物的抗逆结构与借外力扩散	34
3. 微生物在土壤团粒内外的分布	36
4. 土壤中微生物局部分布的不均匀性	38
5. 微生物在土壤中的垂直分布	40
6. 微生物的地理分布	44
7. 微生物的季节变化	45
第二章 微生物与土壤新陈代谢	46
第一节 土壤是具有生物活性的体系	46
1. 无机、有机、生物复合体	46

2. 自然界物质的生物循环与土壤生物活性	48
3. 土壤生物活性表现的主要方面	53
第二节 土壤酶活性	53
1. 土壤中累积的酶	54
2. 土壤酶的作用及其抗逆性	56
第三节 土壤有机质的分解	58
1. 土壤有机质分解的动态	58
2. 碳氮比例对有机质分解的影响	61
3. 环境因素对有机质分解的影响	64
第四节 腐殖质的形成和分解	65
1. 腐殖质的形成和成分	66
2. 腐殖质在土壤中的累积和转化	68
第三章 不含氮有机物质在土壤中的分解	71
第一节 植物物质的有机组成	71
第二节 纤维素和淀粉的分解	73
1. 分解纤维素的微生物	73
2. 纤维素分解酶	78
3. 土壤中纤维素的分解	80
4. 淀粉的分解	81
第三节 半纤维素的分解	83
1. 半纤维素的化学结构	83
2. 半纤维素的微生物分解	85
3. 半纤维素水解酶	86
第四节 果胶质的分解	87
1. 果胶质的结构和组成	88
2. 果胶质的微生物分解	88
第五节 木质素及芳香族物质的分解	91
1. 木质素的化学特性	91
2. 木质素的微生物分解	92

3. 其它芳香族化合物的分解	94
第六节 碳氢化合物的氧化及脂肪的分解	99
1. 碳氢化合物的氧化	99
2. 甲烷的氧化	101
3. 脂肪及蜡质的分解	103
第七节 甲烷的形成和沼气发酵	104
1. 沼气在自然条件下的形成	104
2. 甲烷细菌	105
3. 甲烷形成的机制	107
4. 甲烷细菌的生态特性	109
5. 沼气发酵的利用	110
第四章 生物固氮作用	112
第一节 固氮微生物和固氮体系	112
1. 自生固氮体系	113
2. 共生固氮体系	113
第二节 固氮作用的机理	114
1. 固氮酶的性质	114
2. 固氮酶的催化反应	116
3. 固氮作用中的氨效应及其调节	120
第三节 自生固氮作用	122
1. 自生固氮微生物	122
2. 自生固氮作用在土壤中累积的氮素	129
3. 某些土壤因素对自生固氮作用的影响	131
第四节 根瘤菌和豆科植物的共生固氮作用	132
1. 根瘤菌	133
2. 根瘤及其功能	138
3. 根瘤与植物其它器官的关系	146
4. 结瘤和固氮作用的遗传学关系	150
5. 影响共生固氮的环境因素	152

第五节 其它共生固氮作用	159
1. 弗氏菌和非豆科植物的共生	159
2. 蓝细菌和植物的共生	163
3. 联合固氮作用	165
第六节 生物固氮作用的农业利用	168
1. 施用菌肥是利用固氮作用的有效方式	168
2. 根瘤菌肥料	170
3. 加强生物固氮作用的途径	173
第五章 含氮化合物在土壤中的转化	176
第一节 氨化作用	176
1. 含氮有机物的分解	177
2. 环境条件对氨化作用的影响	188
第二节 硝化作用	190
1. 化能自养菌的硝化作用	190
2. 异养菌的硝化作用	198
3. 环境条件对土壤中硝化作用的影响	200
4. 硝酸造成的污染问题	202
第三节 反硝化作用	203
1. 反硝化微生物	206
2. 反硝化作用的生化途径	206
3. 环境条件对反硝化作用的影响	207
4. 反硝化作用与环境污染	211
第四节 土壤脱氮作用的防止	212
第六章 硫磷等植物矿质营养元素的转化	214
第一节 硫的微生物转化	214
1. 土壤中的硫素及其循环	214
2. 有机硫化化合物的矿质化作用	215
3. 无机硫化物的氧化	216
4. 硫酸的还原	223

第二节 磷的微生物转化	225
1. 土壤中的磷素及其循环	225
2. 植物残体中有机磷的矿化	226
3. 无机磷化物的可给化	228
第三节 铁和锰的转化(附钾的释放)	229
1. 铁的转化	229
2. 锰的转化	232
3. 钾的释放	233
第七章 土壤微生物之间的相互关系	235
第一节 微生物之间的互惠关系	235
1. 微生物之间的共生	235
2. 微生物之间的互生	238
3. 微生物之间的接力关系	240
第二节 微生物的寄生、猎食和竞争关系	242
1. 微生物之间的寄生	242
2. 微生物之间的猎食	244
3. 微生物之间的竞争	246
第三节 土壤中微生物的拮抗作用	247
1. 土壤中的抗生素	248
2. 抗生素及其在土壤中的作用	249
第八章 根际微生物和菌根	252
第一节 植物根际及根际微生物	252
1. 根际是微生物的特殊生态环境	253
2. 根际微生物	256
第二节 根际微生物对植物的影响	265
1. 根际微生物对高等植物营养和刺激生长的作用	265
2. 根际微生物对植物的抑制作用	270
第三节 菌根——真菌和高等植物的共生体	272
1. 外生菌根	272

2. VA 菌根.....	275
第九章 水稻土壤的微生物学	281
第一节 水稻土壤耕作层的还原化过程和微生物类群	282
1. 耕作层的还原化过程.....	282
2. 微生物类群的特点和优势种类.....	283
3. 水稻田微生物的复杂性及丰富性.....	285
第二节 水稻田土壤中微生物所引起的物质转化的特点	288
1. 微生物好气性呼吸所引起的物质转化.....	288
2. 微生物厌气性呼吸所引起的物质转化.....	289
3. 水稻田中微生物的发酵作用及绿肥的分解.....	290
第三节 水稻田烤田措施对土壤微生物的影响及其增产意义	294
1. 烤田对调节微生物数量的作用.....	295
2. 烤田对防止反硫化作用为害的意义.....	297
3. 烤田对于土壤中氮素和磷素营养条件的影响及其微生物学原理.....	298
第十章 化学农药与土壤微生物	301
第一节 土壤微生物对农药的转化	302
1. 研究微生物转化农药的意义.....	302
2. 关于微生物转化农药的研究方法.....	304
3. 农药的微生物转化.....	305
第二节 化学农药对土壤微生物的影响	311
第三节 土壤化学处理	314
1. 化学处理对土壤微生物的影响.....	315
2. 化学处理引起土壤代谢变化.....	317
附录 拉汉微生物名称	320

土壤微生物学发展简史——代绪论

1. 土壤微生物学的研究对象和任务

土壤微生物学是研究生活在土壤中的微生物的种类、分布,以及它们的生命活动的通性、特性,和周围环境因素的相互关系,这些环境因素包括无生命的因素和有生命的因素,后者又包括微生物和高等动、植物之间的相互关系以及微生物与微生物之间的相互关系。

但是,人类的科学活动并不是单纯地从这些概念出发,平衡地发展的。首先是由于生产和生活的需要,把力量较集中地投入某些重大、关切的问题上。其次是由于整个科学技术的发展而为某些问题提供了研究和突破的有利条件,从而使这些问题得到长足的发展(与其它问题相对而言)。这样,土壤微生物学就和其它各门科学一样,在历史的发展中形成了一些重点发展的领域。当然,一个学科中的一些重点发展的领域并不是孤立存在的,每一个重点领域都和其它领域关联着,互相渗透着。因此,这些重点领域的发展也带动了其它领域的不同程度的发展,总括起来构成土壤微生物学这门科学。

简单地说,土壤微生物学将近一百年的发展史,研究工作主要集中在两个重点领域上:一是植物营养元素的生物循环中土壤微生物的作用;二是重点发展的生物固氮作用。十分明显,这两个问题都是根据农业生产的实际要求提出的。

2. 土壤微生物学的创业

1877 年施罗辛(Schloesing)和莫兹(Müntz), 1891 年瓦林顿(Warington) 和 1891 年维诺格拉斯基(Winogradsky)发表了关于土壤硝化作用和硝化微生物的研究报告; 1888 年赫尔利格尔(Hellriegel) 和威尔法斯(Wilfarth), 1888 年贝依林克(Beijerinck), 1889 年柏拉兹莫夫斯基(Prazmowski)发表了关于根瘤菌的共生固氮作用的研究报告; 1893 年维诺格拉斯基发现了厌气性自生固氮菌; 1901 年贝依林克发现了好气性自生固氮菌。如果我们以这个时期做为土壤微生物学的诞辰, 则土壤微生物学迄今还不到一百年的发展史。

这不是偶然的。尽管土地是主要的生产资料, 和人类文明一样古老(包括游牧社会和农业社会); 尽管植物生长除阳光雨露外还从土壤中得到什么, 几千年来一直是人们十分关切的问题, 并在生产实践中积累了丰富的感性知识, 但是, 一直到十九世纪中叶, 人类的科学技术知识才具备土壤微生物学的诞生条件。

十九世纪上半纪的化学发展为研究生命活动中的化学变化提供了先决条件, 农业化学诞生了。十九世纪后半纪, 以巴士德关于微生物学的多方面的创造性贡献为标志, 开创了微生物学的世纪, 人们认识到显微镜下的奇异“小动物”与人类的生产和生活密切相关, 推动了医学的革命, 推动了酿造工业的革命, 并且把农业化学从李比希(Liebig)设置的禁区解放出来。李比希认为从有机肥料的分解到糖的发酵, 乃至一切化学变化都没有微生物插足之地。这种见解显然是错误的, 荒唐的。但是要否定它, 要确切地说明微生物在多方面起着重大的作用, 需要有大量创造性的、有说服力的科学试验成果。正是巴士德和他的同事们的卓越贡献, 为十九世纪末期土壤微生物学的诞生创造了科学背景。

这些科学背景主要包括:

(一)微生物是多种多样的。微生物的多种多样性不仅是象十七世纪吕文虎克(Leeuwenhoek)最初发现微生物并一直延续到十九世纪初叶所认识的那样,微生物种类的多样性表现在它们的形态的多样性和生活的自然环境的不同上,还表现在它们代谢功能的不同上。例如,酵母菌在好气、厌气条件下都能生活,在厌气条件下能转化糖为酒精和二氧化碳;醋酸菌只能在好气条件下生活,能将糖或酒精转化为醋酸;乳酸菌只能在厌气条件下生活,能转化糖为乳酸;丁酸细菌同样只能在厌气条件下生活,但是只能将糖转化为丁酸。

(二)培养微生物的技术,包括灭菌技术、无菌操作技术和纯培养技术。肉汤培养基、马铃薯培养基、蔗糖酵母汁培养基,能够培养多种多样的微生物。稀释分离和琼脂培养基的应用,为纯培养技术创造了有利条件。用化学纯的化合物制备的培养基,将微生物的营养研究带进了严格的科学领域。

(三)柯赫(Koch)法则不仅对病原微生物的鉴定起了明判是非的指导作用,推而广之,也是判断特定微生物在特定环境中物质转化的因果关系的严格方法。

当然,除了微生物学背景之外,十九世纪中后期自然科学各个方面的发展,尤其是土壤学和农业化学的发展,也都为土壤微生物学的开创提供了必要的背景条件。

植物的矿质营养学说不仅对植物生理学是一项划时代的贡献,同时,也为化学肥料的广泛应用提供了科学根据。随之而来的问题是:有机肥料是怎样营养植物的?

几千年来,生物的自然发生学说一直是既不能严格证实,也不能严格否定的学说。在十八、十九世纪,这个问题由于微生物的发现而引起了更激烈的争论。“腐肉生蝇”,这是古

代的自然发生学说的支持者们的论据。但是腐肉不能自然地生蝇是很容易证实的。用块纱布将肉遮盖起来,肉会腐败,却不会生蝇,但是,腐肉生微生物,却不是那么容易否定的了。自从发现微生物起,直到巴士德和他的同事们进行的大量严格试验为止,激烈的争论一直延续了将近两百年。巴士德和他的同事们通过大量试验证明,腐败是由于来自外部微生物感染。同时,腐败过程中所起的变化是微生物作用。蛋白质在腐败微生物的作用下产生氨。这就把有机肥料的植物营养作用和植物的矿质营养学说统一起来了,并诞生了自然界元素的生物循环的概念。但是,对于自然界元素的循环,以及土壤中各种元素的微生物转化,却不能这样容易地从微生物学的一般研究中得到解答。它需要从土壤微生物研究本身创造出相应的研究方法。

土壤中的铵盐是可以被植物直接吸收的,但旱地里主要的无机氮是硝酸盐。而硝酸盐又是怎样从有机氮化物或铵转化来的?土壤中的铵变成硝酸是非生物的化学氧化,还是微生物的作用?

1877年,施罗辛和莫兹将土壤和砂装在一根长玻璃管里,加热彻底灭菌,然后从上管口加入含铵盐的污水,让流水缓慢地从下管口流出。定期收集流出液进行分析,发现开始的几天的流出液中不含硝酸,要等到二十天以后才开始有硝酸出现。他们认为:“在这个试验中如果污水中的铵盐是直接被氧化为硝酸的,为什么要等二十天才开始呢?显然,用微生物转化的假说来解释这种延迟现象较为合适些,因为相应的微生物在接种以后需要适宜的发展过程才能发挥作用。”但这是什么微生物呢?接着瓦林顿继续研究这个问题,并试图分离出能进行硝化作用的微生物来。他采用的是当时分离细菌的一般方

法,用有机物做为碳源和能源,但失败了。

待十年以后,维诺格拉斯基发现在土壤和自然界中,除光合生物和利用有机质为碳源和能源的微生物之外,还有一类能以 CO_2 为碳源,以无机物氧化为能源的微生物。他发现了氧化硫磺的微生物、氧化亚铁的微生物和氧化铵的微生物(即硝化细菌)。他在 1890 年的报告中写到:“这种无色的、进行硝化作用的微生物,能够利用 CO_2 和氨完成它的全部生物合成作用。它不需要光也不需要氨的氧化作用释放出的热以外的任何能源。”

这样在土壤中不仅生活着大量的微生物,而且还存在着许多种有特殊生理功能的微生物。土壤微生物学的任务就是研究土壤中多种多样的微生物,它们的居住环境特点,它们的生理生化功能特点,它们对于植物营养以及土壤肥力的许多方面的特殊功能,并且,在可能情况下,利用它们为提高土壤肥力、促进农业生产服务。

在同一时期,1888 年赫尔利格尔和威尔法斯用砂培试验证明了栽培在灭菌的钵钵中的豆类只有接种土壤浸提液之后,才能形成根瘤和利用空气中的氮气。同年,贝依林克第一次获得了根瘤菌的纯培养。1889 年柏拉兹莫夫斯基用根瘤菌的纯培养接种豆类,形成了根瘤。这样,在一年之中,按照柯赫法则,以严格的科学试验开创了生物固氮研究这个崭新的领域。紧接着 1893 年维诺格拉斯基发现和培养了厌气性的自生固氮细菌,1901 年贝依林克发现和分离培养了好气性自生固氮细菌。由于生物固氮作用对于农业生产的突出重要性,它一直是土壤微生物学中的一个最活泼的和最有成效的研究领域。

3. 将近一个世纪的土壤微生物学

将近一个世纪的土壤微生物学，大致可以区分为两个发展阶段：即第二次世界大战以前的五十年和第二次世界大战以后的三、四十年。

有三本书大致反映了第一个阶段的主要成就。它们是：《土壤微生物学原理》(瓦克斯曼, 1932)、《根瘤细菌和豆科植物》(弗雷德, 1932)和《土壤微生物学: 问题和方法》(维诺格拉斯基, 1949)。

在这个阶段中，土壤微生物学者们累积了有关土壤中微生物生命活动的基础知识：

(一)土壤微生物种类的多样性，包括细菌和放线菌、霉菌、酵母菌和其它真菌、藻类、原生动物，也包括一般不属于微生物的无脊椎动物。

(二)十分不满意的，但是经过努力而获得的关于土壤微生物的数量的知识。

(三)土壤中天然有机物质（主要是生物遗体）的各种成分的微生物分解，分解各种天然有机物质的主要微生物类群和种类，它们的生活条件和作用条件。土壤中各种天然有机物分解的进度，分解的中间产物和最终的无机质化。

(四)关于土壤腐殖质的形成和分解的探讨。

(五)转化各种土壤无机成分的微生物种类，分布和作用条件。分子态氮的生物固定作用，脱氮作用和自然界氮素的生物循环的各个环节。天然有机磷的微生物分解。碳素的生物循环。铁和锰的生物氧化和还原。

(六)固氮微生物的农业利用，包括根瘤菌接种剂的制造和应用，以及自生固氮菌在农业利用中的多次尝试。

(七)土壤微生物之间的相互关系：互为依存、共生和拮抗。

(八)植物根际微生物的研究。

(九)土壤肥力的微生物学测定。

(十)堆肥和沼气的微生物学。

总的说来,在第一阶段中我们基本上认识了土壤中微生物生命活动的各个环节的质的特征。对于土壤中的微生物生命活动有了一个较完整的概念,在个别方面做出了提高农业生产的显著贡献。

但是,由于研究手段的限制,大量的工作是将土壤微生物从土壤中分离出来进行研究的。因此,关于土壤微生物在土壤中(原位土壤中)活动的本来面目,最多只不过是一些粗放的测定和估量。

第二次世界大战以后,土壤微生物学进入了第二个发展阶段。应该说,这个阶段刚刚开始,有些问题则刚开始研究和提出。

科学技术在理论上和手段上的突飞猛进,也不可避免地对于土壤微生物研究起着有力的推动作用。

首先是测定手段的发展(仪器分析、示踪技术和电镜技术)对于第一个阶段所研究和涉及的问题进行了重新的审查和深入的研究。例如,究竟哪些微生物能固氮?哪些微生物不能固氮?过去报道过的固氮微生物种类哪些是确实的?哪些是错误的?利用气相色谱技术和示踪技术证明了只有一些原核生物种类能够固氮,并且还新发现了过去没有报道过的固氮原核生物种类。根瘤菌含有完整的固氮酶,能够独立固氮,共生植物的作用在于提供固氮酶活性所需的外部条件。生物固氮作用的第一个可测定的产物是氨而不是别的化合物。又如:关于VA菌根对于改善寄主植物磷素养料的作用一直停留在猜测状态,而在五十年代却得到了证实。

在基础理论研究上,遗传学进入了分子遗传学的时代,生