



刘如林 刁虎欣 编著
梁凤来 赵大健

光合细菌及其应用



中国农业科技出版社

Q939.1

LRL

YX132/17

光合细菌及其应用

刘如林 刁虎欣 编著
梁凤来 赵大健

中国农业科技出版社

(京) 新登字061号

内 容 提 要

本书简明而又较为系统地介绍了光合细菌的分布、分类、形态特征、生理代谢等基础知识及其在畜牧业、水产养殖业、农业等生产实践中的应用，并附有一些培养方法和应用范例。此外，还概括地反映了光合细菌在国内外的研究现状与应用的新进展。

本书图文并茂，文字通顺，内容深入浅出，其应用范围广泛，适合中等以上文化水平的科技人员阅读，也可供大专院校有关专业的师生参考。

光合细菌及其应用

刘如林 刁虎欣 编著
梁凤来 赵大健
责任编辑 张荣菊

中国农业科技出版社出版（北京海淀区白石桥路30号）

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

北京市海淀区东华印刷厂印刷

开本：787×1092毫米 1/32 印张：7 字数：148千字

1991年12月第一版 1991年12月第一次印刷

印数：1—1300册 定价：4.50元

ISBN 7-80026-253-7/Q·2

前 言

光合细菌，顾名思义，是能进行光合作用的一类细菌，它是地球上最早出现的具有原始光能合成体系的原核生物，属于水圈微生物的一种。光合细菌分布广泛，几乎遍布于土壤、泥炭沼泽、淡水、海水、水生植物根系，甚至在高达90℃的温泉、南极海岸以及含30%盐的水体中也能找到它的踪迹。因其生理类群多种多样，是目前细菌中最为复杂的菌群之一。光合细菌的细胞呈圆形、杆形或螺旋形，体内含有色素，显出颜色，以红、橙、棕紫等色为常见，个别呈绿色。通常光合细菌主要指绿细菌和紫细菌，一般以紫色非硫细菌和紫色硫细菌较为普遍。在分类地位上，光合细菌属于细菌门真细菌纲红螺菌目。这一目的微生物能在厌氧条件下进行光合作用，且不释放氧。细胞中含有细菌叶绿素和多种类胡萝卜素。它们在光照下能利用硫化氢、硫代硫酸盐、分子氢或其他还原剂，把二氧化碳还原成有机物，并能固定大气中的氮。

光合细菌是20亿年前地球上最早出现的原核生物，它与其他光合生物一起构成了自然界生态系统中的原始生产者，并在自然界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。1836年，Ehrenberg最早记录了两种使沼泽或湖泊水体变红的光合微生物。以后注意到这类菌的生长与光、 H_2S 的存在有关。1883年，Engelmann根据“红色细菌”聚集生长在波长与细

胞内色素吸收波长一致的光线下这个事实，认为此类细菌能进行光合作用。但这种看法未被人们所接受。直到1931年，Van Niel提出了光合作用的共同反应式，用生物化学统一性的观点解释了植物与细菌的光合成现象，使光合细菌不释放氧的情况得到了合理的解释。从此，便把这类细菌认作光合细菌。Van Niel的工作为现代光合细菌的研究奠定了基础。

研究光合细菌在理论上可以为探索生命起源和生物进化提供科学依据；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。多年来，光合细菌一直是研究植物光合作用的理想材料，也是研究生物固氮机理的重要材料。在实用上，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。实践证明，该菌群用途极其广泛。例如，用于处理不同来源的有机废水；水产养殖和禽畜饲养；作为水稻等植物的有机肥料以及新能源开发等。因此，对于光合细菌的开发和应用，日益受到人们的关注。

为了普及光合细菌的基础知识，更好地了解光合细菌的特性及其实际应用，特地编写了这本书，以作为有关科技工作者和高校、中专师生参考之用。本书扼要地介绍了光合细菌的生态、分类、分离培养、形态结构以及生理代谢等基础知识，并重点介绍了光合细菌的实际应用及最近研究概况。

本书在编写过程中得到何巍同志的大力支持，在此致以谢意。由于编著者的水平有限，错误和缺点在所难免，敬请广大读者指正。

编 著 者

1991年3月于南开大学

—~—目 录—~—

第一章 光合细菌在自然界的分布和作用

一、光合细菌的生理生态特征	(3)
(一) 紫色非硫细菌	(3)
(二) 紫硫细菌	(4)
(三) 绿硫细菌	(4)
(四) 绿色丝状菌	(5)
二、光合细菌在各种水域中的生长状况	(5)
(一) 湖泊	(5)
(二) 氧化池	(7)
(三) 活性污泥槽	(8)
(四) 污水沟	(8)
(五) 海	(8)
(六) 其他	(9)
三、光合细菌在自然界物质循环中的作用	(9)
(一) 光合细菌与碳循环	(9)
(二) 光合细菌与硫循环	(10)
(三) 光合细菌与氮循环	(11)
(四) 光合细菌与氢气	(11)
四、光合细菌与其他生物的关系	(12)
(一) 绿硫细菌与非光合细菌共生	(12)
(二) 绿硫细菌与硫酸还原菌共生	(12)
(三) 绿色丝状菌与蓝细菌	(12)
(四) 光合细菌与浮游生物	(12)
(五) 光合细菌与藻类	(13)

五、小结	(13)
------------	--------

第二章 光合细菌的分类

一、光合细菌的分类系统	(15)
二、光合细菌的分类特征	(17)
(一) 红螺菌科.....	(18)
(二) 着色菌科.....	(31)
(三) 绿硫菌科.....	(50)
(四) 绿色丝状菌科.....	(57)

第三章 光合细菌的形态特征

一、紫硫细菌的形态特征	(60)
二、紫色非硫细菌的形态特征	(62)
三、绿硫细菌的形态特征	(67)
四、绿色非硫细菌的形态特征	(70)

第四章 光合细菌的分离和培养

一、厌氧培养方法	(72)
(一) 焦性没食子酸吸氧法.....	(72)
(二) 机械抽气法.....	(73)
(三) 生物吸氧法.....	(73)
二、光合细菌的富集与分离	(74)
(一) 紫硫细菌的富集培养与分离.....	(74)
(二) 绿硫细菌的富集培养与分离.....	(76)
(三) 紫色非硫细菌的富集培养与分离.....	(79)
三、光合细菌的增殖培养	(82)
(一) 增殖培养基.....	(83)
(二) 培养基的制备.....	(85)

四、光合细菌与环境条件	(89)
(一) 氧和光照	(89)
(二) 温度	(90)
(三) pH值	(91)
五、光合细菌的接种与保种	(91)
(一) 接种	(91)
(二) 保种	(92)

第五章 光合细菌的化学组成和细胞结构

一、光合细菌的化学组成	(94)
(一) 蛋白质	(94)
(二) B族维生素	(98)
(三) 脂类	(98)
(四) 光合色素	(99)
二、光合细菌的细胞结构	(104)
(一) 光合器官的组成	(104)
(二) 光合单位	(105)
(三) 光合器官的形态结构	(107)

第六章 光合细菌的光合代谢

一、光合细菌的光合磷酸化	(113)
(一) 环式光合磷酸化	(113)
(二) 细菌型非环式光合磷酸化	(115)
(三) 光化学反应的效率	(117)
二、还原力NAD(P)H ₂ 的形成方式	(117)
(一) 无机硫化物作供氢体形成还原力的方式	(119)
(二) H ₂ 作供氢体形成还原力的方式	(120)
(三) 有机物作供氢体形成还原力的方式	(120)

三、光合细菌供氢体的氧化代谢	(121)
(一) H_2S 氧化成元素S和 H_2SO_4 的代谢	(122)
(二) 硫代硫酸盐作供氢体的氧化代谢	(123)
(三) 分子 H_2 作供氢体的氧化代谢	(124)
(四) 甲醇和甲酸盐作供氢体的氧化代谢	(125)
四、光合细菌对碳素的同化作用	(125)
(一) 无有机底物时对 CO_2 的同化作用	(126)
(二) 光合细菌对有机物的同化作用	(128)
五、光合细菌碳素贮存物质的生物合成	(134)
(一) 糖原的生物合成	(135)
(二) 聚- β -羟基丁酸的生物合成	(135)
六、光合细菌的固氮作用和氨同化作用	(137)
(一) 固氮作用	(137)
(二) 氨的同化作用	(140)
七、光合细菌的产氢机制	(140)

第七章 蓝细菌的光合代谢

一、蓝细菌的光合器	(143)
(一) 采光色素	(143)
(二) 光化学反应中心	(143)
(三) 电子传递链	(144)
二、蓝细菌的光合磷酸化	(145)
(一) 环式光合磷酸化	(145)
(二) 非环式光合磷酸化	(146)
三、经卡尔文循环同化 CO_2	(147)
四、特殊的三羧酸循环	(148)
五、暗呼吸代谢	(149)
六、光合固氮	(150)

- 七、专性光能无机营养生长 (152)
- 八、蓝细菌的应用 (153)

第八章 光合细菌的应用

- 一、利用光合细菌处理高浓度有机废水 (155)
 - (一) 菌种的选择 (156)
 - (二) PSB处理法的原理 (157)
 - (三) PSB处理法的工艺流程 (160)
 - (四) 影响处理效果的因素 (163)
 - (五) 运转实例 (164)
 - (六) PSB处理法的优缺点 (166)
 - (七) 菌体的综合利用 (167)
- 二、利用光合细菌生产单细胞蛋白 (168)
 - (一) 光合细菌SCP的营养价值 (169)
 - (二) 光合细菌SCP的纯培养工艺 (171)
 - (三) 经济分析 (174)
 - (四) 存在的问题 (176)
- 三、光合细菌与水产养殖 (176)
 - (一) 从菌体成分看用作饵料的适应性 (177)
 - (二) 浮游生物的培养 (177)
 - (三) 饲育孵化仔鱼 (179)
 - (四) 鱼池水质的改善 (181)
 - (五) 鱼病防治 (181)
- 四、光合细菌与农牧业 (182)
 - (一) 光合细菌在农业上的应用 (182)
 - (二) 光合细菌与禽畜饲养 (188)
- 五、利用光合细菌生产食用色素 (191)
 - (一) 光合细菌的类胡萝卜素 (191)

(二) 环境条件对色素生成的影响.....	(192)
(三) 光合细菌色素的提取.....	(194)
(四) 光合细菌色素的应用.....	(195)
六、光合细菌与能源开发	(196)
(一) 产氢的光合微生物.....	(197)
(二) 光合细菌产氢的可能途径.....	(198)
(三) 关于固氮酶活力.....	(199)
(四) 基质与氮源添加.....	(201)
(五) 光合产H ₂ 与废水处理	(203)
(六) 固定化技术的应用.....	(204)
(七) 光照、通气和温度对产氢的影响.....	(205)
(主要参考资料)	

第一章 光合细菌在自然界的分布和作用

光合细菌属于水圈微生物中的一类，广泛存在于自然界中。凡是光能可供利用的自然生境中，几乎都有光合细菌的存在，在水生环境中尤为丰富（表1-1）。

表1-1 光合细菌在自然界的分布

生活环境	细菌数/克
沟 渠 (BOD 250ppm)	10^6-10^7
湖 泊 (BOD 10ppm)	10^2-10^3
江 河 (BOD <10ppm)	1-10
曝气池 (活性污泥法, BOD 150ppm)	10^6-10^7
水稻土	10^5-10^6
海滨土	10^3-10^4

注：BOD意即生物耗氧量。

光合细菌属于原核生物界细菌门真细菌纲的红螺菌目。本目的红螺菌亚目通常称为紫色细菌，紫色细菌又分为紫硫细菌和紫色非硫细菌；绿菌亚目通常称为绿色细菌，绿色细菌分为绿硫细菌和绿色丝状菌（绿色非硫细菌）。

在原核生物中，还有一类能进行光合作用的蓝细菌。其光合系统和藻类及高等绿色植物相同，光化学反应产生氧气。在分类学上属于原核生物界蓝藻门，这是一类特殊的光合细菌。

由于紫色和绿色细菌的光合作用不需氧和水作供氢体，

而蓝细菌和真核藻类的光合作用却必需用水作供氢体，这就决定了这两类光合生物在水体中有其特定的生境。通常水表生长着蓝细菌和真核藻类，水体下层则生长着紫细菌和绿细菌。后二者能吸收较长波长的光，故可利用透入较深处的光来进行光合作用。

紫细菌和绿细菌能在一些湖沼深处大量的生长、繁殖，尤其在具有持久分层的湖泊中，其上层温暖而多氧，10—30米深处的下层寒冷而缺氧，紫细菌和绿细菌的光合作用就发生在这种湖泊下层区域内。

光合细菌在自然界的物质循环中起着重要作用(图1-1)。

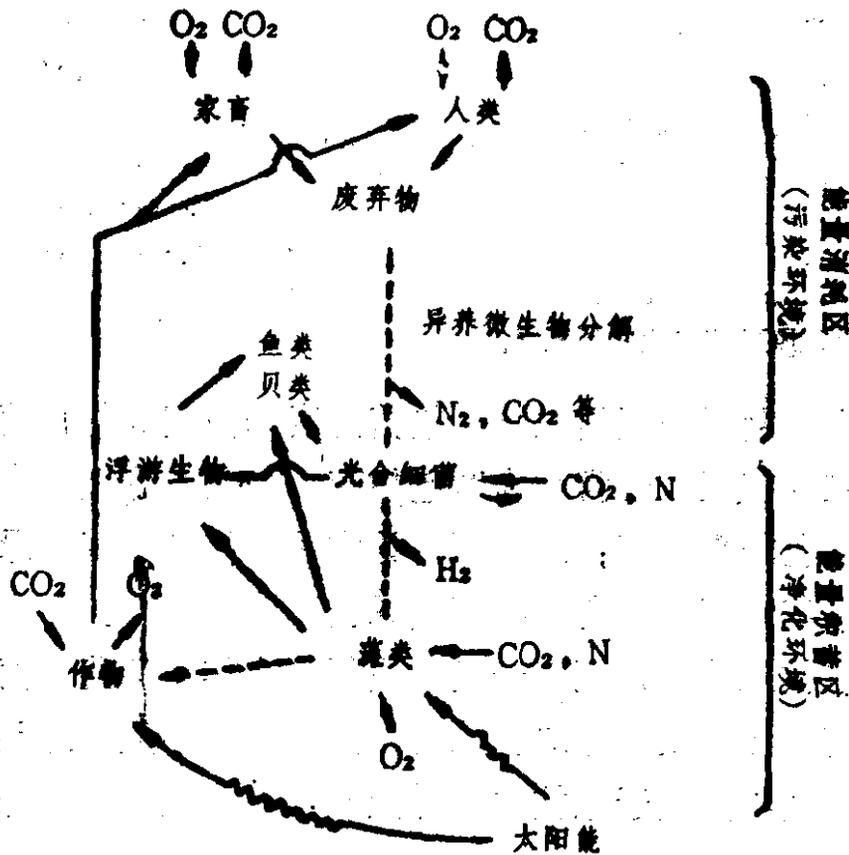


图1-1 光合细菌在自然环境中的作用

一、光合细菌的生理生态特征

早在上一世纪即有人提出某些细菌也能进行光合作用，但这一点直到本世纪30年代才确定下来。细菌的光合作用与藻类和绿色植物的光合作用主要不同之处在于：光合细菌在光合作用中不放氧，并且多在厌氧条件下进行光合作用。光合细菌还原 CO_2 的供氢体可以是被还原的硫化物、分子氢或有机物（表1-2）。

表1-2 原核、真核生物光合作用的特征比较

器官和途径 生物类别	原核生物			真核生物	
	紫色细菌	绿色细菌	蓝细菌	红藻	绿藻和植物
含有光合器官的细胞结构	细胞膜	绿菌泡囊	类囊体和藻胆蛋白体	类囊体和藻胆蛋白体	类囊体
光合系统					
I	+	+	+	+	+
II	-	-	+	+	+
主要供氢体	H_2S , H_2 或有机物	H_2S , H_2	H_2O	H_2O	H_2O
主要碳源	CO_2 或有机物	CO_2 或有机物	CO_2	CO_2	CO_2

(一) 紫色非硫细菌

这类菌可利用各种有机物作碳源和光合作用的供氢体，主要营光能异氧生活。可同化脂肪酸、碳水化合物及芳香族化合物等多种有机物；对 H_2S 很敏感，但有的种能在光照和厌氧条件下氧化低浓度的硫化物；在黑暗中，可好氧生长，少数可厌氧生长（发酵糖或丙酮酸），但生长微弱。

在自然界中，紫色非硫细菌主要生长在有机物污染的水域中。在大多数土壤中有少量存在。有的种能适应特殊的酸性环境，例如泥炭土、沼泽地带。在水域中，虽然生存在富含有机物的厌氧水层中，但该水层很少显示该菌大量增殖后那种颜色。这是因为此水层中硫酸还原菌也大量生存，产生高浓度的 H_2S ，对该菌群的生长有害。另外，一部分紫色非硫细菌也可在有氧水层中靠呼吸作用而生存。

(二) 紫硫细菌

以专性光能自养为主，利用 CO_2 为碳源， H_2S 作为光合作用的供氢体，有的利用其他无机硫化物作供氢体；严格厌氧；有些菌能同化醋酸等有机物；典型生境为含硫化物的水体。

在自然界中，它们存在于厌氧和含硫酸盐的水域中，少数种是专性嗜盐菌。多数种的最适生长温度为 $20-30^{\circ}C$ 。在天然水域中，它们常生活于含 CO_2 和 H_2S 的厌氧水层中，有时因大量增殖而呈现红色。该菌之所以能大量增殖，是因为在厌氧环境中，以 H_2S 为营养源的生物极少， H_2S 对其他生物的生长起抑制作用。另一原因是紫硫细菌以光能作能量来源。

(三) 绿硫细菌

在营养和生理性质方面，大多数和紫硫细菌相似，也是严格厌氧的光能自养菌，能利用 H_2S 或其他还原性无机硫化物或 H_2 作电子供体。氧化 H_2S 生成元素硫沉积于细胞外。不能利用硫酸盐作硫源，具有固氮活性，有的菌种需要维生素 B_{12} 。不能利用有机物作唯一碳源，虽然能在光照下同化乙酸，但必需同时存在 H_2S 和 CO_2 ，不合成聚- β -羟基丁酸。这群细菌和紫硫细菌一起存在于光照和含有硫化物的厌氧水体中。一些棕色菌种能生长在池塘和湖的深层处，个别菌株已

①

从海港水体中分离到。绿硫细菌的最适pH为6.5—7.0，最适生长温度在20—30℃之间。

(四) 绿色丝状菌

这种菌于1971年才被发现。它们在结构、营养、代谢和生态学特征上均与绿硫细菌有所不同，但菌体内有绿色泡囊，含多量菌绿素c和少量菌绿素a。光合作用中不放O₂，又类似绿硫细菌。它由丝状体组成，能滑动，有时可长达300毫微米。耐热，可生长在45—70℃中性或碱性温泉中。丝状体能构成桔色到暗绿色的质团。能利用各种有机物作碳源和光合作用的供氢体。有时也能利用CO₂作碳源和H₂S作供氢体，因此，它们是光能异养和兼性异养细菌。由于它们常与蓝细菌生长在一起，其天然生境常常是微好氧的，所以菌绿素的合成常被抑制，而大量合成桔色的类胡萝卜素，使水体呈桔色或与蓝细菌一起共同形成灰绿色。

二、光合细菌在各种水域中的生长状况

(一) 湖 泊

在半对流湖泊中，上层是淡水，下层为海水，由于水的比重不同，下层往往全年都形成含H₂S的厌氧层。所以在下层的停滞区，四季都有紫硫细菌和绿硫细菌的生长。而在全对流湖中，因整个湖水处于垂直对流状态，所以水中很难形成厌氧层，光合细菌不易生长。但在夏季，湖水下层形成H₂S的厌氧停滞区，水层中的紫硫细菌和绿硫细菌则大量繁殖起来。

图1-2表示夏季全对流湖下层形成停滞区，湖水中的光合细菌和各种环境因子的垂直分布情况。这种湖泊的上层是

好氧水域，含有大气中的溶解氧及藻类等产生的氧气。湖泊下层是厌氧水域，含有硫酸还原菌和发酵细菌分别产生的 H_2S 和 CO_2 。厌氧层的水的深度因湖泊不同而异，但通常是在水面以下10米左右。从水温的垂直分布来看，厌氧层上部的水温为5—15℃，透到该水层的光强度是照射到湖水表面光强度的0.1—5.0%，照度为数十到数百lx。在厌氧层上部数十厘米处每毫升水中有 10^5 — 10^6 个光合细菌。优势菌种为紫硫细菌时，水层为红色；优势菌种为绿硫细菌时，水层为绿色或红褐色。因光合细菌连片成层地大量生长繁殖，从表层透过的光在该层几乎全部被吸收。因此该层下方几乎没有光透过，所以基本没有光合细菌的生长。

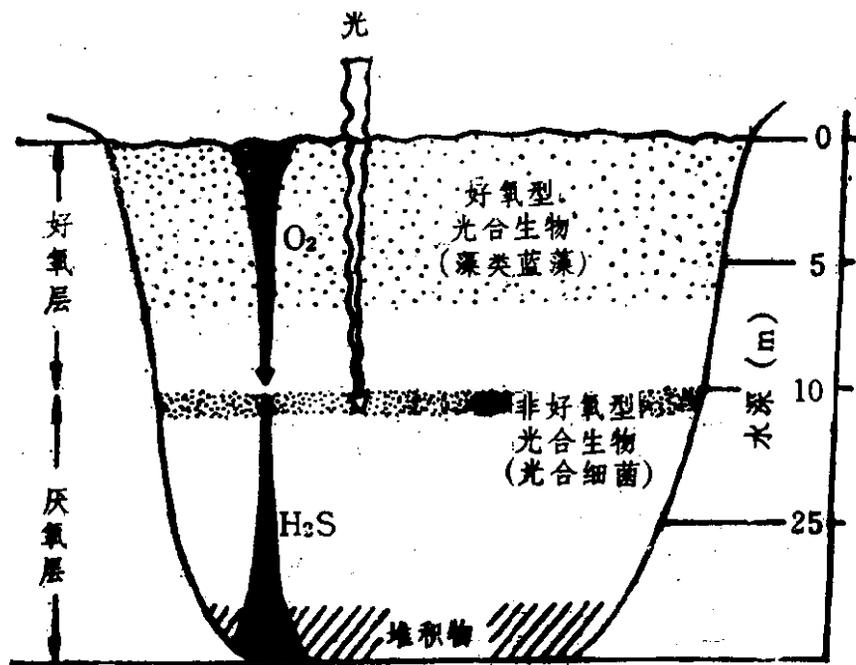


图1-2 夏季停滞期的全对流湖
(据星野八洲雄, 1984)

厌氧层中的光合细菌，受各种因子的影响，如 H_2S 的浓度、盐的浓度、温度、pH、氧化还原电位或透过水层的光