



# 进行光合作用的细菌

翁稣颖 戚蓓静 史家樑

(华东师范大学生物学系环境生物研究室, 上海)

进行光合作用的细菌虽然也是进行光合作用的生物之一类,但不同于高等植物与藻类。首先,前者属原核生物,后者为真核生物;其次,前者大多数在光合作用过程中不释放氧气,光合色素为菌绿素,后者则释放氧气,光合色素为叶绿素。通常光合细菌主要指绿细菌和紫细菌。还有一类蓝绿细菌(原来称蓝绿藻,六十年代后有人称为蓝绿细菌),光合色素为藻蓝素,光合作用中释放氧气,是光合细菌中独特的一类。

光合细菌是 20 亿年前地球上最早出现的,具原始光能合成体系的原核生物。它们分布十分广泛,土壤、淡水、海水、高达 90℃ 的温泉和南极海岸,含盐 30% 的水体中都曾找到它们的踪迹。它们与其它光合生物一起构成了自然界生态系统中的原始生产者。

1836 年, Ehrenberg 最早记录了两种使池沼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和  $H_2S$  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的吸收波长相一致的光线下这个事实,认为此类细菌会进行光合作用。但这种看法未被人们接受。1931 年 vanNiel 提出了光合作用的共同反应式,使光合细菌不释放氧的情况得到了合理的解释。从此,便把该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。

多年来,光合细菌一直是对植物光合作用基础理论研究的理想材料,近年来也成为研究生物固氮机理的重要材料。在实用上,对于污水处理及单细胞蛋白的综合利用,也显示出有希望的前景。因此,对光合细菌的研究,日益受到人们的重视。

## 细菌的光合作用<sup>[1-3,7-9]</sup>

### 一、光合色素

迄今已分离到的菌绿素有 5 种,它们都是含镁的卟啉衍生物(图 1),分别称为菌绿素 a, b, c, d, e。它们均有各自固定的光吸收,分别为 (nm): 805, 850—890; 835—850, 1020—1040; 745—760; 725—745; 715—725。

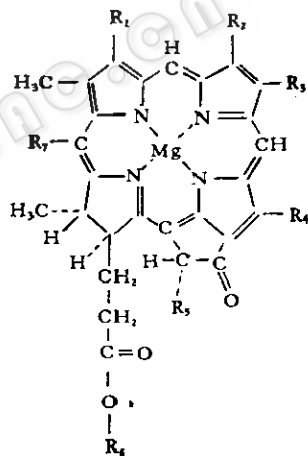


图 1 菌绿素的化学结构<sup>[1]</sup>  $R_1-R_7$  表示侧链基团

类胡萝卜素也是细菌光合色素系统中的重要成分。它们的主要作用有三: 1) 将光能传递给菌绿素; 2) 起光氧化保护剂的作用, 保护菌绿素免受强光伤害; 3) 以组成成分和数量影响吸收光谱的波长、在菌体所带的颜色方面起决定作用。迄今已提取的类胡萝卜素有 30 多种, 根据其生物合成途径和化学结构分为 5 类。同一科细菌, 有的含相同类型的类胡萝卜素, 有的则含不同类型。

不同光合细菌体内含有的菌绿素和类胡萝卜素的种类和数量不同, 因而呈现不同的颜色。

例如,除少数例外,红螺菌科(Rhodospirillaceae)中的细菌呈黄色到紫色各种鲜艳颜色,绿硫菌科(Chlorobiaceae)中的细菌呈绿色。前者因类胡萝卜素含量高,掩盖了菌绿素,故呈现上述颜色,在类胡萝卜素含量少或不产生的变异菌株中,菌体就呈现菌绿素的蓝绿色。每种细菌的颜色,在固定培养条件下是带特征性的,因此可以作为菌种鉴定的辅助手段。方法是测定这类细菌细胞悬液的吸收光谱。

已知氧对光合细菌色素的合成有十分明显的抑制作用。如果把紫细菌在好氧条件下培养,很快便完全丧失光合色素系统。这种抑制作用,随环境中氧的消除而又能可逆地恢复过来(图2)。

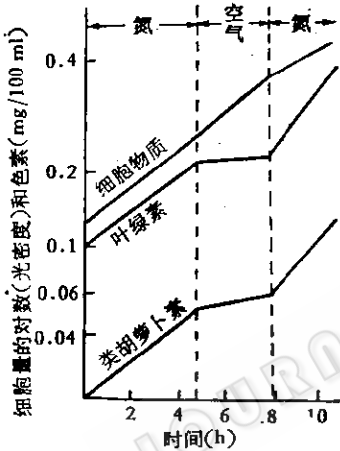


图2 球形红假单胞菌(*Rhodospseudomonas spheroides*)在有光厌氧条件下指数生长时,通入氧气不影响生长,但阻碍叶绿素和类胡萝卜素合成。重新提供厌氧条件时,色素合成很快恢复<sup>[1]</sup>

二、光合作用器官<sup>[3,7]</sup>

光合细菌的细胞内存在载色体或绿色泡囊,它们的基本成分是光合色素,是进行光合磷酸化过程的场所。

载色体是由细胞膜陷入细胞质内形成的,存在于红螺菌科和色硫菌科的细菌内,有小泡状,薄片状或管状形态。绿色泡囊分散地附着于细胞膜下,是由一层膜包起来的小泡状体,是独立存在于细胞内的细胞器,是绿硫菌科和绿色丝状菌科(Chloroflexaceae)中见到的光合作用器官。

三、光合细菌的光合磷酸化过程<sup>[1,3,4,6,7,9,10-12]</sup>

光合生物的光合磷酸化作用,就目前所知可分为两大类,即环式和非环式光合磷酸化。环式光合磷酸化过程是当叶绿素分子吸收光量子而被逐出的电子,通过光合电子传递链,连续通过铁氧还蛋白、辅酶 Q、细胞色素 b、c,而使叶绿素又接受电子而被还原。电子以这种闭路环式流动而将光能中的一部分用于合成 ATP。光合细菌中的紫细菌和绿细菌都以这种方式进行光合作用。在这一过程中不释放氧气,故又称不放氧的光合作用(图3)。

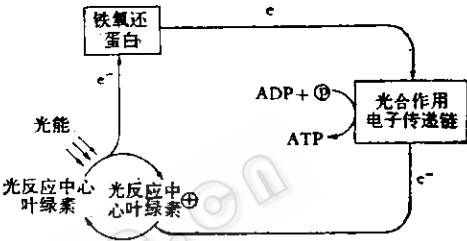


图3 环式光合磷酸化过程的示意图

非环式光合磷酸化过程中,叶绿素分子中被逐出的电子可被用来还原吡啶核苷酸,叶绿素的再还原是通过另外的电子给体提供的电子,同时产生 ATP。在这一过程中,存在两个光反应中心,即 I 型反应中心和 II 型反应中心。I 型反应中心即环式过程的反应中心,在 II 型反应中心,氧化的叶绿素分子接受来自水的电子,同时形成氧气,故又称放氧的光合作用(图4)。在原核生物中,蓝绿细菌进行此类型的光合作用。

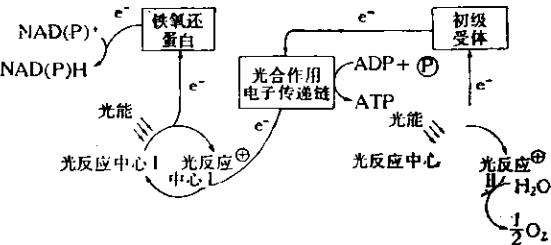


图4 放氧光合作用中两个光反应中心的偶联,伴有 H<sub>2</sub>O 的氧化和氧的释放<sup>[1]</sup>

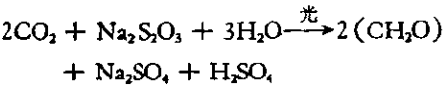
在进行光合作用时,真核光合生物和蓝绿细菌用以还原 CO<sub>2</sub> 的供氢体是水,而紫细菌和

绿细菌用以还原 CO<sub>2</sub> 的供氢体以下列方式提供:

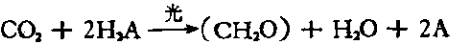
1. 以 H<sub>2</sub>S 作为供氢体:



2. 以硫代硫酸盐作为供氢体:



3. 以有机物作为供氢体



四、光合细菌的其它获能方式<sup>[5,7]</sup>

光合细菌还可以通过其它途径获得能量,即呼吸和发酵(见表1)。

当在有氧、黑暗的环境下培养时,有的光合细菌可以通过有氧呼吸使有机物氧化,即通过

表 1 光合细菌获取能量的方式

细菌科名	培养条件		厌氧,光照 (光合作用)		厌氧,黑暗 (脱氮或发酵)		好氧,光照 或黑暗 (呼吸作用)	
			(有光合色素)		(无光合色素)			
	H <sub>2</sub> S + CO <sub>2</sub>	有机物	有机物	H <sub>2</sub> S + CO <sub>2</sub>	有机物			
红螺菌科 (Rhodospirillaceae)	-	+	±	-	+			
着色菌科 (Chromatiaceae)	+	-	-	±	-			
绿菌科 (Chlorobiaceae)	+	-	-	-	-			
绿色丝状菌科 (Chloroflexaceae)	+	+	-	-	+			

“+”表示可生长;“-”表示不生长;  
“±”只有少数种可以生长。

表 2 细菌与高等植物光合作用之区别

	高等植物	细菌
光合色素	叶绿素	菌绿素
环式光合磷酸化过程 (I 型光反应中心)	有	有
非环式光合磷酸化过程 (II 型光反应中心)	有	无(除蓝绿细菌外)
氧气	产生	不产生(除蓝绿细菌外)
供氢体	H <sub>2</sub> O	H <sub>2</sub> , H <sub>2</sub> S, 其它硫化物, 有机物
碳源	CO <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub> 或有机物
细胞器	类囊体	载色体, 绿色泡囊

氧化磷酸化途径获得能量。此外,当培养在无氧黑暗条件下,有的光合细菌可以利用有机酸发酵产生的能量,或通过脱氮(反硝化)过程从有机物中释放的能量。

五、细菌和高等植物光合作用之比较

细菌的光合作用与高等植物光合作用的主要区别,可用表2概述之。

光合细菌的营养要求

一、光合细菌的营养类型

可以根据碳源利用的不同把光合细菌分为不同类型。色硫菌科和绿硫菌科的细菌以 H<sub>2</sub>S 作为光合作用的供氢体,以 CO<sub>2</sub> 为主要碳源,故这两科细菌的主要成员属于光能自养菌。红螺菌科的细菌则以各种有机物作供氢体,同时又以有机物作为主要碳源(例如丁酸钠),一般说来是光能异养菌。而绿色丝状菌科的细菌,CO<sub>2</sub> 和有机物都能很好地被它们利用,所以是兼性营养类型。红螺菌科的各个种,对有机物的利用上各具特征<sup>[7]</sup>,这是鉴定该科细菌中各个种的辅助指标。

二、光合细菌对氮源的需要<sup>[1,7,11,12]</sup>

许多紫细菌能固定氮素,但是它的固氮酶必须在严格厌氧的条件下进行合成。当细胞暴露于空气中时,固氮酶很快即钝化。当把已经诱导产生固氮酶活性的紫细菌置于有光和无氮环境中,供给合适的电子供给体,即会产生大量氢气。这一过程中有固氮酶起作用,即固氮酶同时具备氢化酶的活性。当有氮气时,氢气的释放被抑制,成为合成氮化合物的底物之一。

光合细菌能利用铵盐、氨态氮作氮源,有的细菌也能利用硝酸盐和尿素作氮源。但是,光合细菌对氮源的利用情况,尚有待深入研究。

三、生长因子<sup>[3,7,10,11]</sup>

红螺菌科的细菌要求多种生长因子,但不同种要求不同。着色菌科和绿硫菌科则不要求生长因子,但也有例外,如奥氏着色菌(*Chromatium okenii*)就需要 B<sub>12</sub> 才能生长。

四、体内贮藏物质的形成<sup>[1]</sup>

以还原性硫化物作为供氢体的硫磺细菌,

在体内积存元素硫。紫色非硫细菌则可利用有机物合成大分子贮备于体内。在厌氧条件下,紫色非硫细菌能很快同化醋酸,并将它转化为贮藏物质聚 $\beta$ 羟基丁酸。

大约有 90% 的有机物能转化为细胞贮藏物质,这样高的效力,可能是依靠光合磷酸化提供足够的 ATP。

紫色非硫细菌对丁酸的同化却是氧化过程,在厌氧条件下,这种氧化过程需要  $\text{CO}_2$  作受氢体,除了合成聚 $\beta$ 羟基丁酸,还能形成糖原。

## 光合细菌的分类和形态特征

### 一、形态学特征<sup>[3,7,8]</sup>

光合细菌为革兰氏阴性细菌。其菌体形态极为多样,但各个种仍具有特征性形态,如球形红假单胞菌为球状,绿突菌属 (*Prosthecochloris*) 为具突起的球状。由于其形态易变,在以形态作为分类依据时必须慎重。

细胞大小也因种属不同而变化甚大。

主要以二分裂方式进行繁殖;少数为出芽繁殖,子细胞与母细胞之间有柄相连,如万尼氏红微菌 (*Rhodomicrobium vannielii*) 和沼泽红假单胞菌 (*Rhodopseudomonas palustris*) 等;还有一种特殊的繁殖方式,即极性伸长分裂,可见之于暗网菌属 (*Pelodictyon*)。

红螺菌科和绿色丝状菌科的细菌具有运动特性,绿硫菌科不运动,色硫菌科有的运动,有的不运动。运动的细菌多生极生鞭毛,但也有的以滑行方式运动[如绿色丝状菌属 (*Chloroflexus*) 和蓝绿细菌]。

### 二、分类系统

van Niel 把光合细菌分成红色无硫菌科 (*Athiorhodaceae*)、红硫菌科 (*Thiorhodaceae*) 和绿杆菌科 (*Chlorobacteriaceae*), 归属于假单胞菌目 (*Pseudomonadales*)、红色细菌亚目 (*Rhodobacteriineae*)。1971 年 Trüper 等人按国际命名规定提出了新的分类体系,并被 1974 年出版的 Bergey 手册第 8 版接受。1976 年 Trüper 又把新发现的绿色丝状光合细菌归属于独立的新

科,绿色丝状菌科,添入上述分类系统中。因此,可将现在的分类系统归纳于表 3 中。

表 3 光合细菌的分类系统<sup>[3]</sup>

红螺菌目 (*Rhodospirillales*)

红螺菌亚目 (*Rhodospirillineae*)

红螺菌科 (*Rhodospirillaceae*)

红螺菌属 (*Rhodospirillum*)、红假单胞菌属 (*Rhodopseudomonas*)、红微菌属 (*Rhodomicrobium*)

着色菌科 (*Chromatiaceae*)

着色菌属 (*Chromatium*)、硫螺旋菌属 (*Thiospirillum*)、囊硫菌属 (*Thiocystis*)、荚硫菌属 (*Thiocapsa*)、闪囊菌属 (*Lamprocystis*)、网硫菌属 (*Thiodictyon*)、可变杆菌属 (*Amoebobacter*)、外硫红螺菌属 (*Ectothiorhodospira*)、八球硫菌属 (*Thiosarcina*)、板硫菌属 (*Thiopedia*)

绿菌亚目 (*Chlorobiineae*)

绿菌科 (*Chlorobiaceae*)

绿菌属 (*Chlorobium*)、突柄绿菌属 (*Prosthecochloris*)、暗网菌属 (*Pelodictyon*) 格状绿菌属 (*Clathrochloris*)\*

绿色丝状菌科 (*Chloroflexaceae*)

绿色丝状菌属 (*Chloroflexus*)

\* 没有纯培养菌株。

### 三、各类群的特征<sup>[1,3,5,6]</sup>

1. 紫细菌: 有紫色硫细菌和紫色非硫细菌。前者以专性光能自养菌为主,利用  $\text{H}_2\text{S}$  作电子供体,有的利用其它无机硫化物代替  $\text{H}_2\text{S}$  作外源给氢体;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。后者以光能异养型占优势,可同化脂肪酸、碳水化合物、芳香族化合物等多种有机物;对  $\text{H}_2\text{S}$  很敏感,但有的能在光照、厌氧条件下氧化低浓度的硫化物;在黑暗中,可好氧生长,少数种可厌氧生长(发酵糖或丙酮酸),但生长微弱;典型生境为淡水湖、池沼等存在有机物但硫化物少的地方。

紫硫细菌包括着色菌科的十个属,紫色非硫细菌包括红螺菌科的三个属。

2. 绿细菌: 这一类群只有 9 个可确定的种分别包含在 5 个属中。又可分为绿色硫细菌和绿色丝状细菌。

绿色硫细菌为一类形体很小而不运动的杆

菌,包括绿菌科的4个属。在营养和生理性质方面,大多数和紫色硫细菌相似,也是严格厌氧的光能自养菌,能利用  $H_2S$  或其它还原性无机硫化物或  $H_2$  作电子供体。氧化  $H_2S$  生成的元素硫沉积于细胞外。不能利用硫酸盐作为硫源,具有固氮活性,有的菌种需要维生素  $B_{12}$ 。它们不能利用有机物作为唯一碳源,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  $\beta$  羟基丁酸。这群细菌与紫色硫细菌一起存在于光照和含有硫化物的厌氧水体中。

绿色丝状细菌在1971年才由 Pierson 和 Castenholz 发现,命名为绿色丝状细菌属。它们在结构、营养、代谢和生态学特性上均与绿色硫细菌有所不同,但菌体内有绿色泡囊,含多量菌绿素 c 和少量 a, 光合作用不释放氧气,因此被鉴定为绿色细菌。

绿色丝状细菌属的菌体为丝状体,可长达  $300\mu m$ , 滑行运动,嗜热,可生长在  $45-70^{\circ}C$  中性或碱性温泉中。由于它们常与蓝绿细菌生长在一起,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,使水体呈桔色或蓝绿细菌的灰绿色。所以该类细菌过去一直被误认为能滑行的丝状细

菌。它们是光能异养和兼性异养细菌,可从蓝绿细菌那里取得有机营养。

#### 四、DNA 的碱基组成

光合细菌的 DNA 碱基组成,在各类群间有明显差别(见图5)。由图中可见,蓝绿细菌的 GC 克分子百分比范围特别宽,几类菌之间也明显不同。

#### 光合细菌的生态学特点<sup>[1,3,5,6]</sup>

凡有光能可供利用的自然生境中,几乎都能找到光合细菌,它们在水生环境中生长尤为丰富。

由于紫色和绿色细菌不需氧和水作供氢体,而蓝绿细菌和真核类光合生物却必需水,这就决定了这两类光合生物在水体中有其特定的生境。所以水表生长着蓝绿细菌和真核藻类,水体下层则生长着紫细菌和绿细菌。后者能吸收较长波长的光,所以可利用穿过水上层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发育,尤其是一些湖水有持久分层特征的湖沼,上层温暖而多氧,10—30米深处寒冷而缺氧,不放氧的光合作用就发生在这一狭窄的区域内。

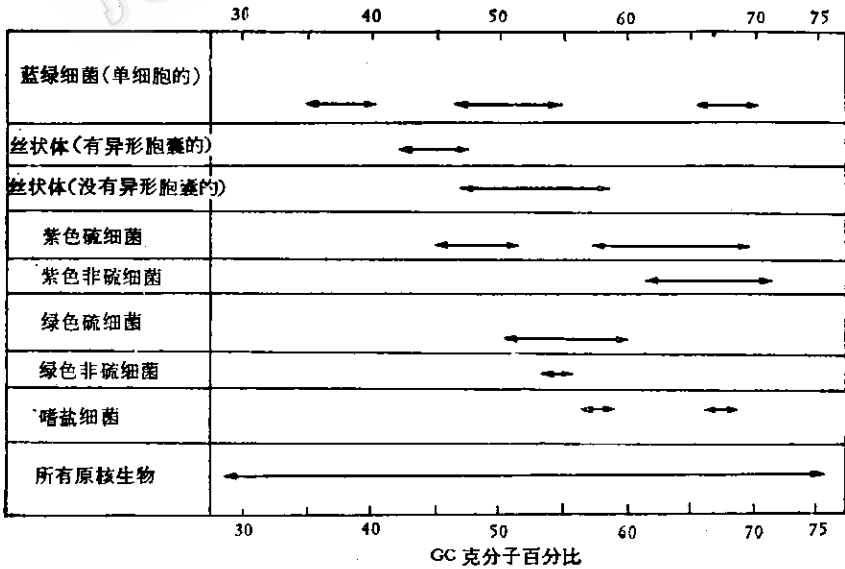


图5 光合原核生物 DNA 的 GC 克分子百分比<sup>[1]</sup>

## 参 考 文 献

- [1] Stanier, R. Y., E. A. Adelberg and J. Ingraham: *The Microbial World*, 4th ed., New Jersey, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs., 1976, Chap. 17.
- [2] 平山修: 発酵と工業: **36**(7): 563—573, 1978。
- [3] Кондратьева, Е. Н. И В. М. Торленко: *Успехи Микробиологии*, **13**:8—27, 1978.
- [4] 矢木修身: 用水と廃水, **19**(8): 949—951, 1977。
- [5] Кондратьева, Е. Н.: *Фотосинтезирующие Бактерии*. Изд. АН СССР, Москва, 1963, p. 6—37.
- [6] Brock, T. D.: *Biology of Microorganisms*, 2nd ed., Prentice-Hall, 1974, pp. 201—211.
- [7] 星野八洲雄: 発酵と工業, **36**(7): 552—562, 1978。
- [8] Buchanna, R. E., N. E. Gibbons et al.: *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*, 8th ed., 1974.
- [9] Shipman, R. H., L. T. Fan and I. C. Kao: *Advances in Appl. Microbiol.*, **21**: 161—181, 1977.
- [10] 日本土壤微生物研究会: 土壤微生物実験法, 建賢堂, 1975, p. 207—212。
- [11] 佐藤敏生: 発酵と工業, **36**(8): 650—658, 1978。
- [12] 佐藤敏生: 化学と生物, **15**(8): 498, 1977。