

寡营养细菌

王颖群 严共华

(军事医学科学院微生物流行病学研究所, 北京 100071)

Kuznetsov 等将“寡营养 (oligotrophic) 细菌”定义为第一次培养时能在含碳 1—15mg/L 的培养基上生长的细菌^[1], 这个定义已为大家普遍接受。如果它们不能在富营养培养基上生长, 就称为专性寡营养 (oligateoligotrophic), 否则就称为兼性寡营养 (facultative oligotrophic)。Poindexter 将在含碳量为寡营养培养基 100 倍以上的培养基上才能生长的细菌称为富营养 (copitrophic or eutrophic) 细菌^[2]。由于寡营养细菌的分离、培养及鉴定较困难, 并且它们的生长慢, 研究周期长, 因而在较长一段时间内其研究进展不大。随着生物技术突飞猛进的发展, 加之近年来人们逐渐注意到寡营养细菌在生态、环境、能源、公共卫生等领域中的重要性, 因而加强了对这类细菌的研究, 取得了不少成果。本文将从研究方法、生态分布、分类情况、生理适应及研究意义几个方面对寡营养细菌作全面介绍。

1 研究方法

早期主要采用低营养琼脂分离寡营养细菌, 效果不佳。为此 Henrich 和 Johnson 将玻片浸入湖泊, 利用天然湖水作培养基得到一些特殊形态的细菌如柄细菌、鞘细菌和出芽细菌^[3]。在此基础上, Hirsch 采用电镜研究寡营养细菌, 用天然湖水将其培养在载网的支持膜上, 进行精细结构分析, 成为当时普遍采用的研究方法^[4]。

由于许多寡营养细菌尚不能在实验室条件下进行培养, 即使得到纯培养, 也可能在形态、结构、生理、基因型等方面发生变异, 与其自然状态不同, 因而近年来采用了一些新技术对自然生境中的寡营养细菌进行研究。荧光抗体技术可用来鉴定生境中的寡营养细菌并观察其

变化情况^[5]。放射自显影技术能用于估测生境中细菌的数量, 辨别死活细菌, 还能计算出细菌的生长速率^[3]。近年来发展的聚合酶链式反应 (Polymerase chain reaction, PCR) 技术可将从生境中提取到的细菌的微量 DNA 大量扩增以便于进行基因分析^[6]。核酸杂交技术可对生境中的细菌的活动进行跟踪, 还可揭示细菌的基因型变化和基因表达的调节^[7]。Morgan 等将覆盖着抗 *Pseudomonas putida* 鞭毛的单克隆抗体的珠管与湖水混合, 使湖水中的 *Pseudomonas putida* 得以富集, 此单抗特异性高, 与其它菌无交叉反应^[8]。这些新技术的应用, 大大加快了寡营养细菌的研究步伐。

2 生态分布

寡营养细菌构成了生物圈的大部分, 包括开放的海洋、未污染的内陆江、河、湖泊以及土壤, 因而在生物地球化学循环中发挥着重要作用。

2.1 海洋: 海水中有有机碳的平均水平相当低, 可溶性有机碳 (dissolved organic carbon, DOC) 浓度为 0.35—70mg/L, 颗粒性有机碳 (particulate organic carbon, POC) 浓度为 3—10mg/L。通过测定深海氧消耗量及 DOC 放射性示踪等, 证实自然环境中低浓度的有机碳为海洋细菌所利用。当然这些估计未考虑到地方小生境的活动, 分界面的重要性以及海洋动物的内脏和表面的活动。在低营养的海湾水域中分离到鞘细菌、假单胞菌、弧菌、棒状杆菌、生丝微菌等^[9], 在低营养海洋生态系统中还存在大量所谓滤过性细菌, 其特性及重要意义将在后面讨论。

1994-10-05 收稿

2.2 淡水: 低营养淡水环境的范围从快速奔流的江、河到相对静止的湖泊、水库,甚至包括蒸馏水。其中,相对静止的湖泊得到了较为详尽的研究,结果表明释放到水体中的有机杂质含量在湖泊生态系统总光合强度的10—40%间波动。富营养湖的光合强度可达3—5mg 碳/L,而寡营养湖不超过0.1mg 碳/L^[1]。在寡营养湖中已分离到柄细菌、鞘细菌、微环菌、假单胞菌等。甚至在蒸馏水中也分离到鞘细菌^[1]。

2.3 土壤: 土壤的能量输入、微生物生物量、微生物生长速率等的研究数据表明,土壤是微生物生长的寡营养环境。土壤中大部分细菌群落处于休眠状态,只有少部分能获得足够的能量以供生长;即使在适宜环境条件下也只有15—30%的细菌群落是活跃的。在没有真菌或动物活动的前提下,土壤中细菌的平均代时为4.07d,否则为10.2d。当然以上计算预先假定输入土壤的能量平均分配,并为各种细菌所平均利用。尽管如此,至少部分土壤细菌已显示寡营养细菌的特征,如柄细菌、生丝微菌、节杆菌等^[1]。

3 分类概况

由前述可见,寡营养细菌是指在一定的环境类型中生存着的有机体,而不是指独特和专有的微生物类型。尽管如此,kuznetsol等根据寡营养细菌与有机物的关系将其分为四种类型(表1)^[1]。

表1 寡营养细菌与有机物有关的四种类型

特 性	种 类
1. 第一次培养在无菌水上才能生长,且不能再培养	特殊形态的细菌
2. 第一次培养在寡营养培养基上生长,且在富培养基上不能生长,但能在富培养基上再次培养	假单胞菌属、土壤杆菌属、发光杆菌属、弧菌属、气单胞菌属、黄杆菌属、微球菌属、葡萄球菌属、棒状杆菌属、节杆菌属的某些种
3. 能在特殊的寡营养培养基上分离或培养	生丝微菌属、柄细菌属、微环菌属、纤发菌属、鞘菌属、生金菌属、巴斯德氏柄菌属的某些种
4. 通过电镜可从天然湖泊中观察到,尚不能在实验室条件下培养	鞘细菌、一些有气泡的细菌

表1中出现了某些通常认为是富营养细菌的菌种,如葡萄球菌等。其实寡营养和富营养两类细菌间的界限并不很分明,某些寡营养细菌通过适应或突变常变为富营养型,而某些富营养细菌也可耐受饥饿而表现出寡营养细菌的某些特征^[1]。因此我们对寡营养细菌的生理适应机制进行了讨论。

4 生理适应

寡营养细菌包括的种类很多,其生理适应机制因种而异。

4.1 形态变化: 研究表明寡营养细菌特别是海洋细菌在低营养环境条件下多呈球形,这样可以增加表面面积与体积的比值,提高吸收营养物质的能力。处于此状态的细菌因能透过0.45 μm 的滤膜而被称为滤过性细菌或超微型细菌^[1]。许多细菌处于此状态时丧失了培养基上生长的能力,但仍保持活力,因而称为活的非可培养状态^[1]。

4.2 附着效应: 在分离培养细菌时已利用它的这一特性,尤其对于水生菌,如鞘细菌凭借其固着器或鞭毛轻易附着到物体表面^[1]。在水-空气交界处,小分子的憎水性分子、大分子以及腐殖质容易聚集,细菌在表面生长具有一定优势,如能利用固定到体表的脂肪酸以供生长^[1]。海洋细菌还可通过附着到海洋动物内脏和表面而受益。

4.3 能量储存: 既然寡营养细菌能在自然环境中长期生存,并且对营养要求很低,因此一种自然的稳定的能量来源是它们所必需的。研究发现氢气、甲烷和一氧化碳这些气体在任何环境中都微量存在,因此极有可能被寡营养细菌用来作为能量储备,以对付其生存环境可能出现的营养物质缺乏。事实上,寡营养细菌具有显著的从大气中摄取营养物质的能力,以利用大气中的微量碳、氮源来维持正常的生长^[1]。

以上各种生理适应机制之间并不矛盾,寡营养细菌极可能采用多种机制联合来适应低营养环境^[1]。能形成孢子或孢囊的细菌无疑又多了一条适应策略^[1]。此外,新的适应机制尚待阐明。

5 研究意义

5.1 理论意义:地球上生命出现的早期,营养条件极其贫乏,寡营养细菌能否在此时繁衍,在漫长的进化过程中它们又如何适应环境条件,通过解答这些问题,可把它们做为研究生物进化的模型。前已述及,寡营养细菌生态分布范围很广,构成生物圈的大部分,在生物地球化学循环中起关键作用。Smith等通过对海洋中¹⁴C和O₂流量的测定,揭示寡营养细菌的生物量远大于自养型生物,并认为它们是海洋浮游生物的主要成员,对浮游生物的系统动力学规律有巨大的调节作用^[4]。因此对寡营养细菌生态学的研究能为有效控制生物圈的物质循环和能量流动提供可靠依据。此外,对鞘细菌特殊生活周期的研究有助于阐明细菌的发育生物学规律^[7]。

5.2 实践意义:近年来环境污染日益严重,寡营养细菌为环境污染的监测提供了新的思路。环境污染造成湖泊富营养化,寡营养细菌在数量和质量上相应地处于劣势,因此通过检测水样中寡营养细菌的质和量,可为环境污染的综合评价提供参数。滤过性细菌的发现,为医疗卫生提出了新课题。前已述及,细菌处于活的非可培养状态时仍然保持活力,病原菌株仍然保持致病力,如霍乱弧菌、大肠杆菌、肠炎沙门氏菌等。通常我们采用培养法测定抗生素效价和化学杀菌剂的杀菌效果,根据细菌能否存活来判断对该种处理是否敏感,然而细菌活的非可培养状态的发现,表明这种测定方法是不可靠的,因而要求我们对现有的测定方法予以

重新评价^[11,13]。寡营养细菌的研究进展无疑将为解决这一课题提供新的思路和手段。

参 考 文 献

- [1] Kuznetsov S I, Dubinina G A, Lapteva N A. *Ann Rev Microbiol*, 1979, **33**: 377-387.
- [2] Poindexter J S. *Microbiological Reviews*, 1981, **45**(1): 123-179.
- [3] Pickup R W. *J Gen Microbiol*, 1991, **137**(5): 1009-1019.
- [4] Steffan R J, Atlas R M. *Ann Rev Microbiol*, 1991, **45**: 137-161.
- [5] Sugler G S, Layton A C. *Ann Rev Microbiol*, 1990, **44**: 625-648.
- [6] Morgan J A W, Winstanley C, Pickup R W, *et al.* *Appl Environ Microbiol*, 1991, **57**(2): 503-509.
- [7] Morgan P, Dow C S. Environmental Control of Cell-type Expression in Prosthecate Bacteria. In: Fletcher M and Floodgate G D eds. *Bacteria in Their Natural Environments*. London: Academic Press, 1985, 131-169.
- [8] Williams S T. Oligotrophy in soil: Fact or Fiction? In: Fletcher M and Floodgate G D eds. *Bacteria in Their Natural Environments*. London: Academic Press, 1985, 81-110.
- [9] Yanagita T, Ichikawa T, Tsuji T, *et al.* *J Gen Appl Microbiol*, 1978, **24**(1): 59-88.
- [10] Morita R Y. Starvation and Minusturisation of Heterotrophs, with Special Emphasis on Maintenance of the Starved Viable State. In: Fletcher M and Floodgate G D eds. *Bacteria in Their Natural Environments*. London: Academic Press, 1985, 111-130.
- [11] 纪尚伟,许兵,徐怀恕. *微生物学通报*, 1990, **17**(6): 362-364.
- [12] Marshall K C. *Can J Microbiol*, 1988, **34** (7): 503-506.
- [13] Wainwright M, Barakah F, Al-Turk i, *et al.* *Sci Progress*, 1991, **75**(3-4): 313-322.
- [14] Smith R E H, Geider R J, Platt T. *Nature*