



中国科学院科学出版基金资助出版

现代生命科学基础丛书

反刍动物营养学

冯仰廉 主编

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书由国内反刍动物营养学领域的老、中、青专家编著,系统地总结了国内外在反刍动物营养研究的先进性和规律性成果。全书共 10 章,包括瘤胃微生物、瘤胃与瘤胃内容物的特性、能量与营养、蛋白质营养、碳水化合物营养、脂肪营养、矿物质营养、维生素营养、同位素示踪技术在反刍动物营养中的应用、反刍动物营养实验技术。内容充实而精练,理论联系实际,行文简洁流畅。

本书可作为农业院校动物营养和饲料专业本科生和研究生的教材,还可供畜牧科技和畜牧管理人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

反刍动物营养学/冯仰廉主编. —北京:科学出版社, 2004.8

(现代生命科学基础丛书)

ISBN 7-03-013784-1

I. 反… II. 冯… III. 牛-家畜营养学 IV. S823.5

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2004) 第 064134 号

责任编辑:李 锋 高 锋 王 静/责任校对:钟 洋

责任印制:安春生/封面设计:陈 敬

科 学 出 版 社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2004 年 8 月第 一 版 开本:16 (720×1000)

2006 年 3 月第二次印刷 印张:38 1/2

印数:2 001—3 500 字数:882 000

定价:78.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈新欣〉)

《现代生命科学基础丛书》编委会

主 编：许根俊

副主编：沈倍奋 乔守怡 马克平 王克夷

编 委：（按汉语拼音排序）

敖世洲	昌增益	陈润生	戴灼华	丁明孝
杜生明	段恩奎	方荣祥	傅继梁	龚非力
顾红雅	何大澄	胡志红	黄伟达	金冬雁
李 博	李 林	曲音波	沈 萍	施苏华
寿天德	谭仁祥	王金发	武维华	薛勇彪
药立波	查锡良	张大勇	张知彬	左建儒

本书编著者名单

主 编 冯仰廉

副主编 卢德勋 陆治年 李胜利

编著者 (按汉语拼音排序)

柴巍中 北京大学医学部

冯仰廉 中国农业大学

李胜利 中国农业大学

刘建新 浙江大学

卢德勋 内蒙古畜牧科学院

陆治年 南京农业大学

王中华 山东农业大学

杨红建 中国农业大学

张英杰 河北省畜牧研究所

赵广永 中国农业大学

周正西 中国农业大学

朱伟云 南京农业大学

序

我国“十五”计划和2001~2010年“农业科技发展纲要”明确提出了发展畜牧业、调整畜牧业结构和农业种植业结构的战略措施，调整的重点是向发展反刍家畜生产倾斜，突出发展奶业，以畜牧业发展为契机，增加农民收入。因此反刍动物营养的研究是一项关系国计民生和社会安定的重要领域。

冯仰廉教授等众多学者编著的《反刍动物营养学》一书，是一本资料丰富的大作。全书密切结合我国实际，把近代特别是近十几年来国内外大量的反刍动物营养学研究成果和相关资料囊括在内，全书共10章，近90万字。反映了当前国内外反刍动物营养学研究的动态和发展趋势，既具有系统的理论知识、新颖的学术观点，又有丰富的实践经验和技术，且文字深入浅出，资料全面，可读性强。相信本书的面世，必将发挥卓效，给我国反刍动物营养研究增添光彩。此书凝聚着全体编写人员的心血，值此新书出版之际，对参与此书编写的全体同仁表示热烈的祝贺！

冀一伦

2004年4月14日

前 言

改革开放以来，随着我国经济的迅速发展和人民生活水平的不断提高，畜牧业一直保持着较快的增长速度。其中反刍家畜饲养业进入了快速发展的新阶段，奶类和牛羊肉的产量增长快速、集约化饲养程度和现代化科学饲养水平的进展显著，从而对营养和饲养技术提出了新的要求。

反刍动物营养学是动物营养科学的重要组成部分，是指导反刍动物生产的科学依据。国外该领域占有较大的研究比重。我国在“六五”至“十五”期间，对反刍动物营养、饲养和饲料等方面的研究，已相继列入国家、部、省级攻关项目和重点项目，以及国家自然科学基金项目，取得了一系列重要研究成果。不少成果已付诸于生产实施，为我国的现代化饲养业提供了新技术，提高了生产水平。同时为反刍动物营养科学的再进步打下了坚实的基础。大专院校已相继建立了动物营养与饲料专业，还有博士研究生培育点，培养了大批高级专业人才。

为了适应现代化畜牧科技和高等教育发展的需要，在中国科学院出版基金的资助下，以及中国畜牧兽医学会动物营养学分会和养牛学分会的大力支持下，笔者组织了反刍动物营养学领域的老、中、青专家和教授，系统地总结了国内外在反刍动物营养研究领域的先进性和规律性成果，编著了本书。

虽然该书的撰写历时3年，又经反复修改和校对，但难免有疏漏和不当之处，恳切希望广大读者提出意见，使再版时得以修正。

本书在撰稿、审校过程中，曹志军、贺鸣、邓磊、赵慧娟、韦勇、丁志民、王雅晶和骆雅萍等同志做了大量工作，特此致谢。

冯仰廉

2004年2月28日

目 录

序

前言

第一章 瘤胃微生物	(1)
第一节 瘤胃细菌和产甲烷菌	(1)
一、纤维降解细菌	(2)
二、淀粉降解菌	(4)
三、半纤维素降解菌	(7)
四、蛋白降解细菌	(8)
五、脂肪降解菌	(9)
六、酸利用菌	(9)
七、乳酸产生菌	(11)
八、其他瘤胃细菌	(11)
九、瘤胃产甲烷菌	(14)
第二节 瘤胃原虫	(16)
一、瘤胃纤毛虫	(16)
二、瘤胃鞭毛虫	(49)
第三节 瘤胃真菌	(52)
一、瘤胃厌氧真菌的发现	(52)
二、瘤胃厌氧真菌的分类	(52)
三、厌氧真菌生活史	(55)
四、厌氧真菌的分布及动物间传播	(58)
五、厌氧真菌化学组成及其生长需要	(58)
六、发酵特性及底物利用	(59)
七、瘤胃厌氧真菌产生的植物降解酶	(61)
第四节 瘤胃微生物菌群的建立、发展和变化	(64)
一、瘤胃细菌	(64)
二、瘤胃纤毛虫	(66)
三、瘤胃厌氧真菌	(69)
四、瘤胃微生物种群间相互关系	(71)
第五节 瘤胃微生物的生态分布和相互关系	(72)
一、瘤胃环境	(72)
二、微生物在瘤胃中的生态分布	(72)
三、附着	(74)
四、初级发酵和次级发酵	(75)

五、代谢过程中交互饲喂的关系	(77)
六、种间氢转移	(78)
七、瘤胃原虫的吞食作用	(82)
第六节 植物多糖的消化代谢	(82)
一、淀粉结构及其降解	(82)
二、植物细胞壁的降解	(84)
三、碳水化合物代谢及其调控	(94)
第七节 瘤胃内含氮物质的降解	(97)
一、蛋白质的降解	(98)
二、肽的降解	(100)
三、氨基酸的降解	(101)
四、尿素的降解	(102)
五、核酸的降解	(103)
六、日粮中其他含氮化合物的降解	(103)
七、结束语	(104)
第八节 瘤胃中脂肪的降解和氢化	(104)
一、日粮脂类在瘤胃中的水解	(104)
二、瘤胃中的生物氢化	(105)
三、共轭亚油酸的瘤胃调控	(109)
第九节 瘤胃微生物培养和分子生物学研究技术	(111)
一、瘤胃微生物的分离和计数	(111)
二、瘤胃微生物发酵动力学研究	(113)
三、分子生物学方法研究瘤胃微生物多样性	(114)
四、结束语	(121)
参考文献	(121)
第二章 瘤胃与瘤胃内容物的特性	(131)
第一节 瘤胃及反刍动物的采食特点	(131)
一、瘤胃的发育与瘤胃的体积	(131)
二、反刍动物的采食、反刍	(131)
三、反刍动物唾液的分泌	(132)
四、瘤胃上皮对营养物质的吸收	(133)
五、瘤胃内容物的外流	(134)
第二节 瘤胃内容物的特性	(135)
一、瘤胃的温度	(135)
二、瘤胃内容物的 pH 值	(136)
三、氧化还原电位	(138)
四、瘤胃内容物的酸碱缓冲能力	(138)
五、瘤胃液的渗透压	(139)
六、瘤胃内的气体	(142)

参考文献	(144)
第三章 能量与营养	(145)
第一节 能量转化	(145)
一、能量转化的基本概念	(145)
二、营养物质和饲料的能量	(147)
第二节 维持净能和能量沉积	(163)
一、维持的净能需要	(163)
二、环境温度对产热的影响	(165)
三、奶的能量和成分	(168)
四、体增重的能量和养分沉积	(170)
五、妊娠的能量和养分沉积	(172)
六、羊毛的能量和养分沉积	(175)
第三节 能量体系	(176)
一、净能体系	(176)
二、代谢能体系	(178)
第四节 干物质采食量	(178)
一、干物质采食量的预测	(178)
二、影响干物质采食量的因素	(182)
第五节 能量利用效率的营养因素	(184)
一、代谢能的理论利用效率	(184)
二、粗饲料质量与能量利用	(187)
三、精饲料进食量与能量利用	(191)
四、瘤胃和小肠淀粉分配量与利用效率	(194)
五、日粮养分类型与乳成分	(197)
第六节 营养物质在体内的氧化及呼吸测热	(200)
一、营养物质在体内氧化的产热	(200)
二、直接测热法	(201)
三、间接测热法	(201)
第七节 能量平衡和碳氮平衡	(211)
一、能量沉积和能量平衡	(211)
二、碳氮平衡	(211)
三、代谢能用于体能量沉积效率及热增耗的测定方法	(212)
四、基础代谢测定的条件	(212)
参考文献	(214)
第四章 蛋白质营养	(218)
第一节 饲料蛋白质在瘤胃中的降解	(218)
一、瘤胃微生物对蛋白质的分解	(219)
二、瘤胃微生物对肽和氨基酸的分解	(220)
三、影响饲料蛋白质瘤胃降解率的因素	(222)

四、饲料氨基酸的降解率·····	(228)
五、饲料蛋白质瘤胃降解率的评定·····	(229)
第二节 内源氮·····	(233)
一、内源尿素再循环氮·····	(233)
二、内源蛋白质·····	(234)
第三节 瘤胃微生物蛋白质和氨基酸·····	(235)
一、瘤胃微生物对能量的需要及微生物蛋白质产生量的预测·····	(236)
二、瘤胃微生物对氮源的需要·····	(239)
三、瘤胃微生物对日粮降解氮的利用效率·····	(240)
四、瘤胃中能量与降解氮的平衡·····	(243)
五、瘤胃微生物蛋白质的氨基酸组成·····	(244)
六、瘤胃微生物蛋白质和氨基酸的小肠消化率·····	(246)
第四节 瘤胃微生物对外源尿素氮的利用·····	(247)
一、意义·····	(247)
二、尿素在瘤胃中的分解与氨浓度·····	(248)
三、瘤胃可发酵能与非蛋白氮转化效率的关系·····	(249)
四、尿素有效用量的原理及计算·····	(250)
五、尿素氨释放速度的调控·····	(250)
六、尿素中毒·····	(254)
第五节 饲料非降解蛋白质和氨基酸·····	(254)
一、饲料氨基酸瘤胃降解前后的比例·····	(254)
二、饲料瘤胃非降解蛋白质的小肠消化·····	(256)
第六节 蛋白质的需要·····	(259)
一、维持的蛋白质需要·····	(259)
二、泌乳的蛋白质需要·····	(261)
三、增重的蛋白质需要·····	(263)
四、产奶反刍家畜体重变化的蛋白质需要·····	(267)
五、产毛的蛋白质需要·····	(268)
六、妊娠的蛋白质需要·····	(268)
第七节 氨基酸营养·····	(269)
一、瘤胃微生物与动物产品氨基酸组成的比较·····	(270)
二、饲料蛋白质来源对乳蛋白和乳产量的影响·····	(271)
三、小肠氨基酸的组成及估测·····	(272)
四、限制性氨基酸·····	(274)
五、奶牛的赖氨酸和蛋氨酸需要·····	(275)
六、蛋氨酸对调节肝能量代谢的作用·····	(280)
七、氨基酸营养的应用·····	(280)
第八节 肽营养·····	(280)
一、概述·····	(280)

二、瘤胃寡肽的代谢利用动态变化	(282)
三、绵羊小肠寡肽的吸收	(283)
四、肽吸收后的利用和代谢	(287)
五、今后研究展望	(287)
第九节 反刍动物蛋白质周转及其调控	(288)
一、反刍动物蛋白质代谢的动态观	(289)
二、蛋白质周转的涵义及其营养生理意义	(290)
三、蛋白质周转速率测定方法	(291)
四、蛋白质周转的调控	(294)
参考文献	(297)
第五章 碳水化合物营养	(307)
第一节 饲料中的碳水化合物	(307)
一、单糖	(308)
二、寡糖	(310)
三、多糖	(311)
第二节 碳水化合物在瘤胃中的发酵	(328)
一、反刍动物的消化系统	(328)
二、瘤胃微生物	(329)
三、瘤胃对碳水化合物发酵和挥发性脂肪酸的影响	(331)
四、影响瘤胃发酵、VFA 产生量和比例的因素	(337)
第三节 饲料纤维的营养调控作用	(349)
一、饲料纤维对采食量、咀嚼和反刍的影响	(350)
二、饲料纤维对瘤胃发酵的调控作用	(351)
三、饲料纤维对消化、生产性能和健康的影响	(352)
第四节 反刍动物对饲料纤维的需要量	(352)
第五节 促进纤维消化的现代技术和方法	(354)
一、通过现代植物育种技术改进饲料纤维消化	(354)
二、利用遗传工程改造降解纤维的微生物	(355)
三、调控纤维水解菌产生 VFA 的比例	(356)
四、拓展纤维消化的机会和研究领域	(357)
第六节 挥发性脂肪酸与营养	(358)
一、VFA 产生量的评定	(358)
二、VFA 的吸收和代谢	(361)
第七节 碳水化合物在小肠中的消化率及转化为体脂肪的效率	(364)
一、碳水化合物在后段消化道的消化	(364)
二、反刍动物对葡萄糖的需要	(368)
三、体内葡萄糖的转化	(370)
四、幼年反刍动物的葡萄糖代谢	(377)
五、提高挥发性脂肪酸利用效率的营养调控途径	(378)

参考文献	(383)
第六章 脂肪营养	(392)
第一节 脂肪的种类与功能	(392)
一、真脂肪	(392)
二、糖脂	(397)
三、磷脂	(397)
四、蜡	(399)
五、类固醇和萜	(399)
六、萜	(401)
第二节 脂肪的消化吸收与代谢	(401)
一、脂肪在瘤胃的消化吸收	(401)
二、脂肪在肠道的消化与吸收	(403)
三、脂肪的合成	(404)
四、脂肪的分解	(408)
第三节 多不饱和脂肪酸营养	(409)
一、基本概念	(409)
二、多不饱和脂肪酸的代谢、互作和来源	(410)
三、必需脂肪酸的营养生理功能和缺乏症	(411)
第四节 日粮脂肪与反刍动物生产	(411)
一、日粮脂肪与瘤胃消化	(411)
二、日粮脂肪与乳畜生产	(412)
三、日粮脂肪与肉畜生产	(417)
第五节 共轭亚油酸的生物合成与营养调控	(418)
一、共轭亚油酸的生物合成	(419)
二、影响乳脂中共轭亚油酸含量的日粮因素	(420)
参考文献	(421)
第七章 矿物质营养	(423)
第一节 常量元素营养	(424)
一、钙	(424)
二、磷	(428)
三、钙磷营养失调	(433)
四、镁	(435)
五、钾、钠、氯	(438)
六、硫	(444)
第二节 微量元素营养	(447)
一、钴	(447)
二、铜	(449)
三、碘	(453)
四、铁	(457)

五、锰	(459)
六、铜	(461)
七、硒	(463)
八、锌	(467)
第三节 其他微量元素	(471)
一、铬	(471)
二、镍	(473)
三、硅	(473)
四、铝	(474)
五、砷	(474)
六、钛	(475)
七、钒	(475)
第四节 有毒矿物元素	(476)
一、镉	(476)
二、氟	(477)
三、铅	(478)
四、汞	(479)
参考文献	(480)
第八章 维生素营养	(484)
第一节 脂溶性维生素	(484)
一、维生素 A	(484)
二、维生素 D	(489)
三、维生素 E	(493)
四、维生素 K	(497)
第二节 水溶性维生素	(499)
一、硫胺素	(499)
二、核黄素	(501)
三、烟酸	(502)
四、生物素	(504)
五、泛酸	(506)
六、叶酸	(507)
七、维生素 B ₁₂	(509)
八、维生素 C	(511)
九、胆碱	(512)
参考文献	(514)
第九章 同位素示踪技术在反刍动物营养研究中的应用	(516)
第一节 同位素示踪技术的原理与方法简介	(516)
一、同位素示踪技术的原理	(516)

二、同位素示踪技术的优点和局限性·····	(517)
三、原子核物理的基本概念·····	(518)
四、放射性测量方法·····	(520)
五、稳定性同位素的测量·····	(521)
第二节 物质代谢动力学分析·····	(522)
一、单室模型分析·····	(523)
二、多室模型分析·····	(527)
三、启动注入 (priming the pool) 剂量的确定·····	(531)
第三节 同位素示踪技术应用举例·····	(532)
一、蛋白质代谢·····	(533)
二、测定能量代谢的双标记水方法·····	(538)
三、食糜流通量的同位素双标记物测定·····	(543)
参考文献·····	(547)
第十章 反刍动物营养实验技术 ·····	(548)
第一节 人工瘤胃技术·····	(548)
一、人工瘤胃技术概述·····	(548)
二、短期人工瘤胃发酵装置测定瘤胃产气量·····	(549)
三、持续动态人工瘤胃发酵系统·····	(550)
四、持续动态人工瘤胃发酵系统 RS I ~ II·····	(552)
第二节 消化道瘘管法·····	(557)
一、瘘管的式样·····	(557)
二、手术前的准备·····	(559)
三、施术动物麻醉·····	(561)
四、手术操作·····	(562)
五、瘘管动物的术后护理和维护·····	(563)
第三节 血管导管法·····	(564)
一、导管的材料与维护·····	(564)
二、血管导管的制作·····	(565)
三、导管的安装·····	(567)
第四节 瘤胃饲料营养物质降解率测定的瘤胃尼龙袋法·····	(571)
一、原理·····	(571)
二、动态降解率的测定·····	(572)
三、待测饲料瘤胃流通速度的测定·····	(575)
第五节 饲料养分小肠消化率评定技术·····	(575)
一、体内法·····	(576)
二、半体内法·····	(578)
三、实验动物模拟法·····	(578)

四、体外法.....	(579)
第六节 饲料纤维分析.....	(580)
一、纤维分析方法的演化历史及其评述.....	(580)
二、洗涤纤维分析体系.....	(584)
三、纤维的酶法分析.....	(590)
参考文献.....	(595)

第一章 瘤胃微生物

在反刍动物的瘤胃内栖息着复杂、多样、非致病的各种微生物，包括瘤胃原虫、瘤胃细菌和厌氧真菌，还有少数噬菌体。但幼畜出生前其消化道内并无微生物，出生后从母体和环境中接触各种微生物，但是经过适应和选择，只有少数微生物能在消化道定植、存活和繁殖，并随着幼畜的生长和发育，形成特定的微生物区系。因此，反刍动物瘤胃选择了其特定的微生物区系，这些微生物选择了瘤胃的环境，这种选择最典型的例子是只有反刍动物和单胃草食动物消化道才有厌氧真菌。

经过长期的适应和选择，微生物和宿主之间、微生物与微生物之间处于一种相互依赖、相互制约的动态平衡系统中。一方面，宿主动物为微生物提供生长环境，瘤胃中植物性饲料和代谢物为微生物提供生长所需各种养分；另一方面，瘤胃微生物帮助消化宿主自身不能消化的植物物质，如纤维素、半纤维素等，为宿主提供能量和养分。因此，对瘤胃微生物的研究，在很大程度上对生产实践具有重要的经济意义。

回顾瘤胃微生物的研究历程，从 1843 年 Gubry 和 Delaford 在反刍动物的瘤胃内发现微生物时起，一直延续到 20 世纪初，由于受到研究条件和技术的局限性，许多研究人员主要从事形态、分类的研究工作 (Hungate, 1966)。我国学者熊大仕 (Hsiung T. S.) 早在 20 世纪 30 年代，就开始这方面的研究工作，尤其对瘤胃纤毛虫的形态和分类进行了很多的研究。1940 年以后，瘤胃微生物在宿主内的消化作用才被证实。1948 年英国学者 Elsdon 和 Phillipson 基于对动物生理的研究，阐明了在反刍动物营养中，微生物发酵产生挥发性脂肪酸的重要性。同期，Hungate 等人在瘤胃微生物的形态、生理以及区系划分等方面做出了很大贡献。20 世纪 70 年代以来，电子显微镜在微生物研究领域的应用，使人们更深入了解到微生物的亚细胞结构与功能之间的关系，并使过去在微生物系统分类方面存在的许多分歧得到了很好的解决。

研究瘤胃微生物的目的，不仅是为了了解它们的形态、生理、繁殖、地理分布、种群之间相互制约及与宿主之间的相互依赖关系，而且近年来通过反刍动物胃肠瘘管技术，瘤胃微生物的分离、培养和分子生物学研究以及瘤胃生态的人工模拟等技术，希望更多地掌握瘤胃代谢和微生物相互之间的关系，为合理应用饲料、开辟新的饲料资源提供科学依据。瘤胃中微生物种类繁多、功能各异，本章介绍其中主要的微生物。

第一节 瘤胃细菌和产甲烷菌

在瘤胃微生物中细菌种类最多，同种细菌在瘤胃中又有多种作用，本节主要根据它们在瘤胃中的功能分类来介绍主要的瘤胃细菌和产甲烷菌。

一、纤维降解细菌

1. 瘤胃球菌 (*Ruminococcus*)

黄色瘤胃球菌 (*R. flavefaciens*) 和白色瘤胃球菌 (*R. albus*) 均为严格厌氧型革兰氏阳性球菌, 直径 $0.7\sim 1.5\mu\text{m}$ 。黄色瘤胃球菌细胞革兰氏染色反应常发生变异而出现革兰氏阴性反应, 细胞常排列成长链, 产生黄色色素。白色瘤胃球菌革兰氏染色呈稳定的阳性反应, 常以成双球菌存在, 不产生黄色色素, 但菌落常呈白色。

白色瘤胃球菌和黄色瘤胃球菌广泛存在于草食动物胃肠道中, 而前者在瘤胃中的数量常大于后者。除此两种瘤胃球菌外, 在豚鼠肠道中还发现有其他瘤胃球菌, 其中 *R. bromii* 在瘤胃淀粉降解过程中起很大作用。

黄色瘤胃球菌和白色瘤胃球菌是瘤胃中主要的纤维降解菌, 能产生大量的纤维素酶和半纤维素酶, 其中主要为木聚糖酶。黄色瘤胃球菌产生的木聚糖酶属于结构极其复杂的复合酶体, 该菌还能产生多种内切葡聚糖酶和一种外切葡聚糖酶。很多黄色瘤胃球菌菌株都能降解那些通常难降解的、坚韧的纤维, 如棉花纤维, 而白色瘤胃球菌中有些不是纤维降解菌。这些瘤胃球菌都能利用纤维二糖, 白色瘤胃球菌优先利用纤维二糖, 然后利用葡萄糖, 但是黄色瘤胃球菌通常不能利用葡萄糖。黄色瘤胃球菌和白色瘤胃球菌降解半纤维素和果胶的程度通常受生长底物的影响。黄色瘤胃球菌的主要发酵产物为琥珀酸、乙酸和甲酸, 还有少量的氢气、乙醇和乳酸。白色瘤胃球菌几乎不产生琥珀酸, 但可产生大量的氢气和乙醇, 有的菌株可产生乳酸。

黄色瘤胃球菌和白色瘤胃球菌的生长都需要异戊酸、异丁酸和生物素。很多白色瘤胃球菌还需要 2-甲基丁酸。许多瘤胃球菌需要苯丙氨酸和吡哆胺, 有的需要硫胺素、核黄素和叶酸。很多菌株需要氨, 氨的利用优先于氨基酸。

白色瘤胃球菌可产生细菌素, 对黄色瘤胃球菌具有抑制作用。瘤胃球菌属细菌产生的一些代谢物还可抑制瘤胃真菌降解纤维。但是, 瘤胃球菌对离子载体抗生素如莫能霉素很敏感。

2. 产琥珀酸丝状杆菌 (*Fibrobacter succinogenes*)

过去称产琥珀酸拟杆菌 (*Bacteroides succinogenes*), 因种群发生关系上与拟杆菌相差较远, 故被重新命名 (Montgomery et al., 1988)。第一次分离主要是杆状, 继续培养变成球状、卵状。长度 $1.0\sim 2.0\mu\text{m}$, 直径 $0.3\sim 0.4\mu\text{m}$ 。大多呈单体存在, 也成对或短链状、玫瑰花团状排列。是严格厌氧型革兰氏阴性菌。长时间培养, 细胞易迅速死亡。

产琥珀酸丝状杆菌在瘤胃中普遍存在, 具有很强的降解纤维素的能力, 是瘤胃中主要的纤维降解细菌, 但该菌不能降解木聚糖。产琥珀酸丝状杆菌产生大量的多糖酶 (见第六节)。其纯培养菌具有很强的降解结构性坚韧物质 (如秸秆) 的能力, 能够降解一些不被黄色瘤胃球菌降解的某些同质异晶体纤维素, 发酵产物通常为乙酸和琥珀酸。该菌的生长必需戊酸和异丁酸, 也常需要生物素和对氨基苯甲酸。脂肪酸主要用来合成磷脂, 异丁酸用来合成脂肪醛和支链 C_{16} 及 C_{14} 脂肪酸, 戊酸转化成脂肪醛和直链 C_{13} 及

C₁₅脂肪酸。

与其他的纤维降解细菌相比,如黄色瘤胃球菌和白色瘤胃球菌,产琥珀酸丝状杆菌对抗生素具有较强的耐受能力。当动物饲用抗生素时,该菌可成为瘤胃中占主导地位的纤维降解细菌。但是,近来研究表明,某些植物次生代谢物,如酚类物质和黄芪的可溶性物质,可抑制产琥珀酸丝状杆菌。

3. 溶纤维丁酸弧菌 (*Butyrivibrio fibrisolvens*)

菌细胞呈典型的弧状杆菌。长 2.0~5.0 μm ,直径 0.4~0.6 μm 。单个或成对,或呈链状排列。菌体一端生有一根鞭毛,因此可以运动。它是一种严格厌氧型革兰氏阳性菌。

溶纤维丁酸弧菌菌株间特性差异大。DNA 杂交以及 16S rDNA 序列分析表明菌株在基因型上可分为几个组 (Forster et al., 1996), Vander Toorn 和 Van Gyslywyk (1985) 发现三种不同的生物型 (乙酸利用型、乙酸产生型和丙酸产生型),因此,现在的溶纤维丁酸弧菌将来很可能还需要重新分类,但是生物型以及其他生理特性如何与基因型联系尚未清楚。

溶纤维丁酸弧菌是一种代谢最丰富多样的瘤胃细菌,可发酵的底物范围广,但不同菌株表现出很大差异。大多数菌株可生长在单糖上,包括戊糖如木糖和阿拉伯糖,可生长在其他微生物产生的可溶性降解产物上,还可生长在淀粉、果胶多糖以及其他非纤维多糖上。该菌在完整细胞壁和纤维素上生长较差。但从瘤胃中能分离到具有纤维降解活性的菌株,菌细胞能迅速彻底地消化纤维素,但这种活性在实验室条件下不常见,可能是培养丢失的缘故。很多菌株具有降解木聚糖的能力,除产生胞外木聚糖酶外,还产生乙酰木聚糖酯酶。这些菌株还可利用木聚糖的降解产物,但其利用程度与不同植物木聚糖侧链的特性和部位有关。有研究表明,糖醛酸以及带有酚酸的木寡糖可以被用于菌株的生长。溶纤维丁酸弧菌具有淀粉降解酶活性,可能在降解淀粉类日粮过程中起重要作用。

溶纤维丁酸弧菌的发酵产物主要有二氧化碳、氢气、乙醇、乙酸、丁酸、甲酸和乳酸。如果培养基中含有瘤胃液,该菌则不是产生乙酸而是吸收乙酸,可能转化成丁酸。

溶纤维丁酸弧菌具有蛋白降解酶活性,是瘤胃主要的蛋白降解细菌之一,而且当日粮含有抗性蛋白时动物瘤胃中这种酶的活性更高。体外培养时,蛋白降解酶还能在培养上清液中积累。因此,溶纤维丁酸弧菌可能在瘤胃蛋白质降解过程中起一定作用。

溶纤维丁酸弧菌还具有氢化作用,最早被认为是惟一能进行生物氢化的瘤胃细菌,它能使未饱和脂肪酸还原,如使亚油酸还原成反-11-油酸(见第八节)。迄今,除溶纤维丁酸弧菌外,其他瘤胃细菌如白色瘤胃球菌、真细菌 (*Eubacteria*) 的一些菌株、密螺旋体等也具有生物氢化的作用。近年来,随着人们对肉品和乳品质量要求的提高,关于反刍动物日粮中亚油酸的生物氢化的研究日益受到重视。

4. 梭菌 (*Clostridium*)

菌细胞呈杆状。长 3.0~6.0 μm ,直径约 0.8 μm 。具有周鞭毛,能运动。是严格厌氧型革兰氏阴性菌。发酵底物范围广,发酵产物主要为甲酸、丁酸和乙酸。

梭菌常发现于瘤胃，虽然不是瘤胃中的主要细菌，但其在瘤胃中的种类多，有纤维降解梭菌，如 *C. cellobioparum*、*C. longisporum*、*C. lochheadii*、*C. aerotolerans* 和 *C. chartatabidum*；有的菌株可降解几丁质，有的菌株可降解含羞草素，有的可水解蛋白质。产气荚膜梭菌（*C. perfringens*）和丁酸梭菌（*C. butyricum*）从饲喂高含量淀粉的反刍动物瘤胃中分离得到。

二、淀粉降解菌

一些纤维降解菌，如 *Clostridium lochheadii*、产琥珀酸丝状杆菌的一些菌株以及溶纤维丁酸弧菌的大多数菌株，又可以降解淀粉。能降解淀粉的非纤维降解菌有：牛链球菌、嗜淀粉瘤胃杆菌、栖瘤胃普雷沃氏菌、溶淀粉琥珀酸单胞菌，以及反刍兽新月形单胞菌的很多菌株。

1. 牛链球菌（*Streptococcus bovis*）

牛链球菌呈圆形或卵圆形。直径约 $0.9\sim 1.0\mu\text{m}$ ，常排列成链状。呈革兰氏阳性，但老龄细胞也可呈革兰氏阴性。无鞭毛，不具游动性。多数菌株兼性厌氧，有的严格厌氧，也有的菌株可以耐氧。牛链球菌生长快，其群体对数期数量倍增时间（population doubling time）相当于大肠杆菌。

牛链球菌在瘤胃中广泛存在，能降解淀粉，但不能降解纤维素，发酵产物为乳酸。该菌在瘤胃中的重要性在于它与瘤胃乳酸中毒密切相关。据报道，该菌是淀粉降解菌中最能降解谷类淀粉的一种（McAllister et al., 1990）。该菌产生的淀粉降解酶主要为作用于粗淀粉的一种胞外酶，也有作用于可溶性淀粉的胞内酶。该菌细胞内 pH 值可以随细胞外的 pH 值降低而降低，因此瘤胃中脂肪酸积累引起的酸性环境不会影响牛链球菌的生长。在通常情况下，该菌常以葡萄糖被动转运机制利用葡萄糖，但当葡萄糖浓度很高时，过量部分可以通过扩散机制被利用，因此该菌常限制了其他糖降解菌对底物的利用。

牛链球菌在瘤胃中的数量很少，只有在游离葡萄糖存在时才生长良好，近来报道表明，即使在高精料日粮条件下，该菌在瘤胃中的浓度仍很低（Owens et al., 1998）。因此，牛链球菌是否是瘤胃中最主要的乳酸产生菌还值得研究。

有些牛链球菌菌株可产生细菌素（bacteriocin），抑制其他链球菌或其他革兰氏阳性细菌。据报道，从瘤胃分离到的 20%~50% 的牛链球菌具有抑制其他链球菌或细菌的作用，其中牛链球菌菌株 HC5 产生的细菌素可抑制瘤胃细菌产生甲烷（Mantovani et al., 2001；Lee et al., 2002）。

2. 嗜淀粉瘤胃杆菌（*Ruminobacter amylophilus*）

嗜淀粉瘤胃杆菌原名为嗜淀粉拟杆菌（*Bacteroides amylophilus*），1986 年 Stackebrandt 和 Hippe 根据 16S rRNA 序列重新命名。该菌形态多样，从卵球形到圆端长杆状，或不规则的弧形。长 $1.0\sim 3.0\mu\text{m}$ ，直径 $1.0\mu\text{m}$ 。在酵母提取液、类胰蛋白酶和瘤胃液的混合液体培养基中培养，一般呈单体或成对存在，是严格厌氧的革兰氏阴性菌。

一般情况下,嗜淀粉瘤胃杆菌在瘤胃中的数量较少,但当动物采食谷物类混合日粮时该菌数量迅速增加。嗜淀粉瘤胃杆菌主要发酵淀粉,是瘤胃中主要淀粉降解菌之一。有研究报道,嗜淀粉瘤胃杆菌通过其胞内淀粉酶降解淀粉:淀粉颗粒首先与细胞表面受体结合,然后转运至细胞内进行水解。嗜淀粉瘤胃杆菌还可利用麦芽糖、糖原和糊精,但不能发酵和利用其他糖类。发酵产物为乙酸和琥珀酸。

嗜淀粉瘤胃杆菌具有很强的降解蛋白质的能力,与栖瘤胃普雷沃氏菌和溶纤维丁酸弧菌(*Butyrivibrio fibrisolvens*)一起是瘤胃中三种主要的蛋白降解菌。与后两者不同,嗜淀粉瘤胃杆菌的生长需要二氧化碳和氨,而无需肽或氨基酸,即使在肽或氨基酸的存在下该菌也主要利用氨。蛋白酶活性并不依赖于培养基中蛋白质或肽、氨基酸的存在。

3. 普雷沃氏菌 (*Prevotella*)

这是广泛存在于瘤胃且数量最多的一类细菌。过去为拟杆菌属的栖瘤胃拟杆菌(*Bacteroides rumenicola*)。1990年Shah和Collins重新定义拟杆菌属,现在该属只包括存在于人后肠的几种拟杆菌,而栖瘤胃拟杆菌被划分为普雷沃氏菌属,称栖瘤胃普雷沃氏菌(*Prevotella rumenicola*)。栖瘤胃普雷沃氏菌属于真细菌(*Eubacterium*)的拟杆菌/黄杆菌门,严格厌氧,革兰氏阴性。多型性杆状或球状,长 $0.8\sim 3.0\mu\text{m}$,直径 $0.5\sim 1.0\mu\text{m}$ 。

栖瘤胃普雷沃氏菌的菌株间遗传差异大。过去只有栖瘤胃栖瘤胃亚种(*Prevotella rumenicola* subsp. *rumenicola*)和短栖瘤胃亚种(*Prevotella rumenicola* subsp. *brevis*)的区分。近年来,经过16S rRNA序列分析以及鸟嘌呤+胞嘧啶(G+C)含量测定的研究,人们重新命名了栖瘤胃普雷沃氏菌种,并提出了三个新种,即短普雷沃氏菌(*Prevotella brevis*)、布氏普雷沃氏菌(*Prevotella bryantii*)和*Prevotella albensis*。

普雷沃氏菌在瘤胃中可降解并利用淀粉和植物细胞壁多糖,如木聚糖和果胶,但是不能降解纤维素。栖瘤胃普雷沃氏菌和布氏普雷沃氏菌可产生木聚糖酶和羧甲基纤维素酶,但是由于缺少真正的纤维素酶,因此在纯培养时不能降解细胞壁,但与纤维降解菌共培养时能有效地利用木聚糖和果胶。某些栖瘤胃普雷沃氏菌株具有很强的降解燕麦木聚寡糖的能力,但短普雷沃氏菌(*Prevotella brevis*)几乎不产生木聚糖酶和羧甲基纤维素酶活性。普雷沃氏菌的发酵产物主要包括乙酸、琥珀酸和丙酸,其中丙酸主要通过丙烯酸途径合成。

普雷沃氏菌在瘤胃中蛋白质的降解以及肽的吸收和发酵过程中起作用,其中栖瘤胃普雷沃氏菌是瘤胃中主要蛋白降解菌之一,而短普雷沃氏菌(*Prevotella brevis*)的蛋白酶活性为普雷沃氏菌中最高。具蛋白酶活性的普雷沃氏菌在瘤胃中普遍存在,而且,迄今发现的普雷沃氏菌菌株都具有二肽酶活性,这是其他瘤胃细菌所没有的特性。

在一些菌株中发现温和毒力型噬菌体,也发现质粒(如携带抗四环素基因质粒),对莫能霉素敏感,且出现抗莫能霉素的突变株。

4. 溶淀粉琥珀酸单胞菌 (*Succinimonas amylolytica*)

最早从饲喂稻草和谷类的牛瘤胃中分离得到。菌细胞呈圆头直杆状或卵圆形。长 $1.0\sim 3.0\mu\text{m}$,直径 $1.0\sim 1.5\mu\text{m}$ 。端生一个鞭毛,能运动。单体或成对排列,是严格厌

氧型革兰氏阴性菌。

溶淀粉琥珀酸单胞菌也属于淀粉降解细菌，但其在瘤胃中的数量不及普雷沃氏菌和嗜淀粉瘤胃杆菌。该菌在动物中数量分布也无规律，有时在饲喂高谷物精料的动物中，一头动物瘤胃中很多而另一头动物瘤胃中很少，但一般情况下，当动物饲喂青贮苜蓿、苜蓿干草或麦秸时该菌在瘤胃中的数量很少。溶淀粉琥珀酸单胞菌通常只发酵淀粉，水解一些淀粉产物。发酵产物主要为乙酸和琥珀酸，还有少量丙酸。该菌生长需要二氧化碳，乙酸能刺激其生长。

5. 反刍兽新月形单胞菌 (*Selenomonas ruminantium*)

菌细胞似新月形或半月形。长 $3.0\sim 6.0\mu\text{m}$ ，直径 $0.9\sim 1.1\mu\text{m}$ 。在新月形的一侧中央有一束多达 16 根的鞭毛，所以可以滚动，呈单体或成对排列，革兰氏阴性，一般是严格厌氧，但也有菌株能耐少量的氧气。其中有菌株具有还原型辅酶 I (NADH) 过氧化物酶，可以将氧气还原成水或二氧化碳。

很多反刍兽新月形单胞菌菌株都能发酵淀粉，但有的菌株发酵乳酸。所有菌株都能产生乙酸和丙酸，但丁酸、琥珀酸、乳酸和甲酸的产生因菌株而异。该菌不能发酵纤维素、木聚糖或果胶，但是可有效利用这些多糖的降解产物如纤维二糖，还可以利用麦芽糖以及各种单糖。该菌生长需要因菌株而异，但一般都需戊酸、 CO_2 和 B 族维生素。乳酸利用菌株常需要氨基酸，尤其是天门冬氨酸，以及对氨基苯甲酸。该菌主要特征是多数菌株可从含半胱氨酸的培养基产生硫化氢，生长后培养液的最终 pH 值很低 (4.3)，仅次于牛链球菌和一些乳酸杆菌 (4.0)。

反刍兽新月形单胞菌大多数菌株归属于两个亚种：反刍兽新月形单胞菌乳酸分解亚种 (*S. ruminantium lactilytica*)，可以发酵乳酸和甘油；反刍兽新月形单胞菌栖瘤胃亚种 (*S. ruminantium ruminicola*)，不发酵乳酸和甘油。第三个亚种是反刍兽新月形单胞菌布氏亚种 (*S. ruminantium bryantii*)，包括大细胞菌株，其细胞长 $5\sim 10\mu\text{m}$ ，直径 $2\sim 3\mu\text{m}$ ，不能发酵阿拉伯糖、木糖、乳糖或半乳糖醇，也不能从半胱氨酸产生硫化氢。

反刍兽新月形单胞菌纯培养只产生很少量的氢气，但是与产甲烷菌共培养时可产生大量甲烷。有的菌株还可以利用其他微生物产生的氢气。有的菌株在葡萄糖含量很高的条件下主要产生乳酸，在葡萄糖含量低时则由琥珀酸主要产生乙酸和丙酸。对于乳酸利用菌株，其在葡萄糖条件下，可利用累积的乳酸形成乙酸和丙酸。有研究认为，乳酸的利用是通过一种不依赖辅因子型的乳酸脱氢酶起作用，而乳酸的形成则由依赖辅酶 I 型的乳酸脱氢酶介导作用 (Gilmour et al., 1994)。反刍兽新月形单胞菌还有脱羧基作用，能使琥珀酸脱羧基形成丙酸。

反刍兽新月形单胞菌通常有质粒存在，但迄今均属隐性。反刍兽新月形单胞菌的乳酸利用特性可在菌株之间转移，虽然供体有大质粒存在，但是不能转给受体，转移机制尚不清楚。反刍兽新月形单胞菌通常对莫能霉素不敏感。

6. 双歧杆菌 (*Bifidobacterium*)

菌细胞呈杆状，常分支，分叉呈 Y 或 V 型，是严格厌氧型革兰氏阳性菌。可发酵

葡萄糖，能产生乙酸和乳酸，两种酸的摩尔比例为 3:2。

瘤胃内容物中经常可分离到双歧杆菌，它们包括瘤胃双歧杆菌 (*B. ruminale*)、*B. merycicum*、*B. ruminantium*，伪长双歧杆菌 (*B. pseudolongum*)，其中 *B. ruminale* 分离到的频率最高。瘤胃中双歧杆菌能水解淀粉，当牦牛采食淀粉类饲料时，其瘤胃中双歧杆菌数量增加。

三、半纤维素降解菌

所有纤维降解菌都具有降解半纤维素的能力。能降解木聚糖的有真细菌 (*Eubacterium*)、栖瘤胃普雷沃氏菌、溶纤维丁酸弧菌、黄色瘤胃球菌和白色瘤胃球菌。能降解淀粉的有多毛毛螺菌、螺旋体、栖瘤胃普雷沃氏菌、溶纤维丁酸弧菌、溶糊精琥珀酸弧菌等。

1. 多毛毛螺菌 (*Lachospira multipara*) (*multipartis*)

菌细胞呈杆状，有时出现螺旋状，排列成非常长的链状，具有侧生鞭毛，可运动。菌细胞长 $2.0\sim 4.0\mu\text{m}$ ，直径 $0.4\sim 0.6\mu\text{m}$ 。是严格厌氧型革兰氏阴性菌，但在培养基内培养的青年菌细胞则呈革兰氏阳性。

该菌可利用果胶、蔗糖、纤维二糖、葡萄糖、果糖等，发酵产物主要有甲酸、乙酸和乳酸，还有氢气和 CO_2 等。该菌生长对 B 族维生素的需要因菌株而异，乙酸可促进其生长，氨、氨基酸或肽是生长所需的氮源。

多毛毛螺菌是一种能降解果胶的瘤胃细菌，在饲喂豆科牧草的牛瘤胃中大量存在，瘤胃中大量的植物果胶物质有利于该菌的大量繁殖。在体外与三叶草草叶和青草叶培养时，该菌可侵袭三叶草叶片切口，迅速并较彻底地破碎叶片组织，而对青草叶叶片的侵袭程度有限。该菌可产生果胶酯酶和果胶水解酶，水解酶既有内切酶活性又有外切酶活性。

2. 螺旋体 (*Spirochaetaceae*)

螺旋体是一类菌体细长、柔软、弯曲呈螺旋状、能活泼运动的原核单细胞微生物，在瘤胃中大量存在，在牛瘤胃中其数量可占生物活体总计数的 $1\%\sim 6\%$ ，常见于瘤胃纤维细菌的分离过程。密螺旋体属 (*Treponema*) 是瘤胃中最主要的螺旋体。

(1) 布氏密螺旋体 (*Treponema bryantii*)

菌细胞呈螺旋杆状，通常长 $3\sim 8\mu\text{m}$ ，各端生一根轴丝，革兰氏阴性。生长需要 CO_2 、异丁酸、2-甲基丁酸和 B 族维生素，而核黄素可促进生长。可发酵果胶、纤维二糖、蔗糖以及单糖等，发酵产物主要为甲酸、乙酸和琥珀酸。

(2) 糖密螺旋体 (*T. saccharophilum*)

菌体呈螺旋状，细胞大，长可达 $20\mu\text{m}$ ，具有一股达 16 根轴丝。生长底物范围广，包括多聚半乳糖醛酸、果胶、可溶性淀粉、糊精、蔗糖、麦芽糖、纤维二糖、葡萄糖醛酸，以及单糖等。生长需要异丁酸，戊酸可促进生长，但无需 CO_2 。以葡萄糖为底物纯培养时，发酵产物主要为甲酸、乙酸和乙醇。以果聚糖为底物可分离到布氏螺旋体和糖

螺旋体。

其他类型大螺旋体（长 $12\sim 25\mu\text{m}$ ）也可从饲喂干草和精料的奶牛瘤胃中分离。这些菌只能发酵少数底物，如果胶、阿拉伯糖、菊粉和蔗糖，具有果胶甲基酯酶和内切多聚半乳糖醛酸水解酶活性。

3. 溶糊精琥珀酸弧菌 (*Succinivibrio dextinosolvens*)

溶糊精琥珀酸弧菌最早发现于牛瘤胃，菌细胞呈螺旋杆状。长 $1.0\sim 8.0\mu\text{m}$ ，直径 $0.3\sim 0.8\mu\text{m}$ 。但在瘤胃液-葡萄糖-纤维二糖固体培养基上培养，菌细胞变成直杆状或稍微呈弧状。具有端生单根鞭毛、能运动，是严格厌氧型革兰氏阴性菌。

溶糊精琥珀酸弧菌主要发酵糊精，也能发酵牧草中的果聚糖，也有菌株具有植物细胞壁降解酶。发酵产物主要有乙酸和琥珀酸，但不产生气体。有的菌株生长时必需氨，有的菌株在氨缺乏时可利用某些氨基酸作为生长所需氮源。有研究表明，当氨浓度低时，氨主要通过高亲和力的谷氨酰氨合成酶途径被利用，当有过量的氨存在时，低亲和力的谷氨酰氨脱氢酶起作用。

4. 真细菌 (*Eubacterium*)

瘤胃中的真细菌最早由 Bryant 和 Burkey 在 1953 年发现，此后已发现多种，有的可利用 CO_2 和氢气产生乙酸，有的可降解木聚糖或没食子酸盐，其中研究较多的是反刍兽真细菌 (*E. ruminantium*) 和溶纤维真细菌 (*E. cellulosolvens*)。

反刍兽真细菌细胞呈短杆状，长 $0.7\sim 2.0\mu\text{m}$ ，直径 $0.5\sim 0.7\mu\text{m}$ ，一般单体、成对或短链排列，不运动，严格厌氧，细胞革兰氏染色呈阳性，老龄细胞染色后易褪色。氨是该菌生长必需的氮源，生长还需一种或多种挥发性脂肪酸：*n*-戊酸、异戊酸、2-甲基丁酸或异丁酸。可发酵纤维二糖、葡萄糖和果糖，发酵产物主要为丁酸、甲酸和乳酸。据报道，该菌可占分离自牛瘤胃的可培养细菌的 5%。

溶纤维真细菌形状与反刍兽真细菌相似，但有数根周鞭毛，可运动。该菌具有纤维降解能力，有研究估计 (Prins et al., 1972)，该菌在饲喂青干草和精饲料的奶牛瘤胃中的数量可占总纤维降解细菌的 50%。体外培养时，表现出较强的降解植物细胞壁的能力。

四、蛋白降解细菌

除了主要的纤维降解菌外，大多数瘤胃细菌都具有某些蛋白酶活性。研究最多的是嗜淀粉瘤胃杆菌 (*R. amylophilus*)、溶纤维丁酸弧菌 (*B. fibrisolvens*) 和栖瘤胃普雷沃氏菌 (*P. ruminicola*)。嗜淀粉瘤胃杆菌是目前已知的蛋白降解活性最高的菌株之一，因为它也有淀粉分解能力，所以被认为在淀粉日粮中起重要的作用。溶纤维丁酸弧菌是从动物中分离的最主要的蛋白分解菌。当日粮中存在许多不易被降解类型的蛋白质时，该菌即会大量繁殖。数量最多的蛋白降解菌可能是栖瘤胃普雷沃氏菌。在不同比例的精粗日粮条件下反刍动物都会存在该属的蛋白降解菌株，但是，一般难以从动物中分离出 *P. ruminicola* 的蛋白降解菌株。

Clostridium、*Fusobacterium*、*Eubacterium*、*Lachnospira*、*Selenomonas* 和 *Succinivibrio* 等属的一些菌株也具有蛋白降解活性。

过去的研究主要集中于革兰氏阳性蛋白降解球菌，但是近年 Attwood 和 Reilly (1995) 发现，牛链球菌也具有高活性的蛋白降解酶。

五、脂肪降解菌

目前能降解脂肪的瘤胃细菌只有脂解厌氧弧杆菌 (*Anaerovibrio lipolytica*)。该菌细胞呈弯曲的弧杆状，长 $1.5\sim 4.0\mu\text{m}$ ，直径 $0.3\sim 0.5\mu\text{m}$ 。单个、成对存在，偶尔聚集成团块。两端生有单一鞭毛，能游动，是严格厌氧型革兰氏阴性菌。

脂解厌氧弧杆菌在瘤胃中的主要作用在于脂肪的分解和乳酸的利用。该菌生长必需一些氨基酸、叶酸、泛酸盐及盐酸维生素 B₆ (pyridoxal HCl)，还可利用果糖、三酰甘油酯和磷脂。该菌发酵产物随发酵底物而异：发酵甘油时主要产物为丙酸和琥珀酸，还有少量 H₂ 和乳酸；发酵核糖和果糖时产生乙酸、丙酸和 CO₂，及少量的琥珀酸、H₂ 和乳酸；D 型和 L 型乳酸发酵主要产生乙酸、丙酸和 CO₂，及少量的琥珀酸和 H₂。

六、酸利用菌

1. 乳酸利用菌

可利用乳酸的细菌有：反刍兽新月形单胞菌、埃氏巨球形菌、脂解厌氧弧杆菌和向碱性韦荣氏球菌。

(1) 埃氏巨球形菌 (*Megasphaera elsdenii*)

这是巨球形菌属的一种瘤胃球菌，原名为埃氏消化链球菌 (*Peptostreptococcus elsdenii*)，菌细胞直径 $2.5\sim 3.0\mu\text{m}$ ，一般单个或成对存在，但有时形成短链，是一种严格厌氧革兰氏阴性菌。

该菌主要存在于幼畜动物和饲喂高含量谷物日粮的成年动物的瘤胃中。可利用葡萄糖、果糖和乳酸进行生长，还可利用麦芽糖和甘露醇。乳酸发酵主要产生丙酸、丁酸、异丁酸、戊酸、CO₂，还有少量 H₂ 和微量己酸。葡萄糖发酵时主要产生己酸和甲酸，少量的乙酸、丙酸、丁酸和戊酸。发酵产物中还有一些醇类化合物。乙酸可促进该菌的生长，氨基酸通常是该菌生长必需的，酵母浸膏通常起到有机生长因子的作用。该菌的主要磷脂为含有丝氨酸和氨基乙醇的磷酸甘油酯。

该菌在瘤胃中的作用主要在于 D 型和 L 型乳酸的发酵。这种能力与日粮和动物有关。有研究表明，该菌的乳酸发酵作用不受葡萄糖或麦芽糖调节，因此该菌对乳酸的利用随可溶性糖的饲喂而增加 (Counotte et al., 1981, 1983)。与埃氏巨球形菌不同，反刍兽新月形单胞菌及其他乳酸利用细菌发酵乳酸的能力因可溶性糖的增加受到抑制。埃氏巨球形菌的不同菌株对底物的选择存在差异。Hino 等 (1994) 报道了一株菌株，乳酸的利用先于葡萄糖，该菌株从乳酸发酵产生丙酸，但不能从葡萄糖生成丙酸。D 型和 L 型乳酸可以诱导埃氏巨球形菌的乳酸消旋酶。

埃氏巨球形菌还具有脱氨基和脱羧基作用，在瘤胃中产生支链挥发性脂肪酸。该菌

对莫能霉素、拉斯洛德霉素、来德洛霉素等离子载体抗生素不敏感。

(2) 向碱性韦荣氏球菌 (*Veillonella alcalescens*)

这是瘤胃中很小的一种球菌，直径只有 $0.3\sim 0.5\mu\text{m}$ ，不运动，通常单个或成对存在，偶尔出现群聚现象，但很易散开，严格厌氧型革兰氏阴性菌。根据 DNA 杂交研究，该菌被重新命名为 *V. parvula*。

分离自瘤胃的向碱性韦荣氏球菌不能发酵糖类物质，但能发酵 D 和 L 型乳酸、丙酮酸、L-苹果酸、延胡索酸和 D-酒石酸，能使琥珀酸脱羧基化产生丙酸和 CO_2 。该菌能利用乳酸，发酵产物为乙酸、丙酸、 CO_2 和氢气，对采食高淀粉精料动物避免瘤胃乳酸积累具有一定意义，但是该菌在瘤胃中的数量少，因此其在瘤胃中的作用不如埃氏巨球型菌。与埃氏巨球型菌相似，向碱性韦荣氏球菌细胞膜磷脂含有磷脂酰丝氨酸、磷脂酰乙醇胺和缩醛磷脂。

(3) 痤疮丙酸杆菌 (*Propionibacterium acens*)

这是丙酸杆菌属的一种瘤胃菌，菌细胞呈多态现象，单体有时呈棍棒状，单个或成对或呈 V 和 Y 形。细胞长 $0.9\sim 1.2\mu\text{m}$ ，直径 $0.4\sim 0.5\mu\text{m}$ 。是厌氧型革兰氏阳性菌。能发酵乳酸产生丙酸。

(4) 梭杆菌 (*Fusobacterium*)

菌细胞似梭状，或弯曲和直杆状，长 $5.0\sim 10.0\mu\text{m}$ ，直径 $1.0\sim 3.0\mu\text{m}$ 。单个或成对存在，是严格厌氧型革兰氏阴性菌。

2. 产琥珀酸弧菌 (*Vibrio succinogenes*)

该菌最早由 Wolin 等人 (1961) 描述，也称 *Wolinella succinogenes*。该菌菌体短小，弯曲成弧状或逗号状，直径 $0.6\mu\text{m}$ ，长 $3.0\mu\text{m}$ 。端生一根鞭毛，单体和成对存在，有时排列成螺旋形的链状，是严格厌氧型革兰氏阴性菌。

产琥珀酸弧菌在瘤胃中数量少，其主要意义在于它能利用中间发酵产物如 H_2 、甲酸、延胡索酸和苹果酸进行氧化还原反应。该菌通过氧化氢气或甲酸提供电子，还原延胡索酸和果酸，产生琥珀酸，将硝酸盐等还原成亚硝酸盐或氨，能将硒酸盐和亚硒酸盐还原成元素硒。该菌还能还原 L-天冬氨酸、L-天冬酰胺、硫、阿魏酸等。虽然该菌的主要发酵产物为琥珀酸，而琥珀酸的产生可促进瘤胃中丙酸比例的提高，但是由于数量有限，因此该菌的意义尚待深入研究。瘤胃中苹果酸、延胡索酸或硝酸盐的浓度可能限制了该菌的生长。

3. 其他酸利用菌

Succiniclasticum ruminis 是 Van Gylswyk 于 1995 年从牛瘤胃中分离，菌细胞短杆状，直径 $0.3\sim 0.5\mu\text{m}$ ，长达 $1.8\mu\text{m}$ 。该菌能使琥珀酸转化成丙酸，可能是瘤胃微生物区系的正常菌。

Oxalobacter formigenes (Allison et al., 1985) 菌细胞杆状，直径 $0.4\sim 0.6\mu\text{m}$ ，长 $1.2\sim 2.5\mu\text{m}$ 。利用草酰乙酸生成甲酸，在瘤胃中可能具有去除植物次生代谢物毒性的作用。

七、乳酸产生菌

乳酸是瘤胃中重要的中间产物，它可由很多细菌产生，但目前一般认为瘤胃中产乳酸较多的是牛链球菌（已在前面介绍）和乳酸杆菌（*Lactobacillus*），还有 *Mitsuokella multiacidus*。

1. 乳酸杆菌（*Lactobacillus*）

乳酸杆菌通常存在于幼龄动物，尤其是哺乳期反刍动物，以及饲喂精饲料的成年动物中。瘤胃中乳酸杆菌种类很多。常分离到的耐氧的乳酸杆菌有嗜酸乳酸杆菌（*L. acidophilus*）、干酪乳酸杆菌（*L. casei*）、发酵乳酸杆菌（*L. fermentum*）、胚芽乳酸杆菌（*L. plantarum*）、布氏乳酸杆菌（*L. buchneri*）、短乳酸杆菌（*L. brevis*）、*L. cellobiosus*、*L. helveticus* 和 *L. salivarius* 等。

最早分离到的厌氧的乳酸杆菌是瘤胃乳酸杆菌（*L. ruminis*）和小牛乳酸杆菌（*L. vitulinus*）。瘤胃乳酸杆菌细胞长 $1.0\sim 2.0\mu\text{m}$ ，直径 $0.5\sim 0.7\mu\text{m}$ ，往往呈单体存在。具有稀疏的周鞭毛，因此可运动，革兰氏染色为阳性。可发酵麦芽糖、纤维二糖、蔗糖以及单糖，属同型发酵，发酵产物主要为 L 型乳酸。小牛乳酸杆菌革兰氏染色呈阳性。细胞长 $0.8\sim 3.0\mu\text{m}$ ，直径 $0.5\sim 0.6\mu\text{m}$ 。单体或成对存在，无鞭毛，不运动。发酵底物范围除与瘤胃乳酸杆菌的相同外，还可利用乳糖，同型发酵，发酵产物为 D 型乳酸。

乳酸杆菌一般是无害的共生菌，但在瘤胃中常由于产生大量乳酸，与瘤胃乳酸中毒有关。

2. 多酸光岗菌（*Mitsuokella multiacidus*）

该菌原名 *Bacteroides multiacidus* (Mitsuoka et al., 1974)，后被重新命名为 *Mitsuokella multiacidus* (Flint & Stewart, 1987)。菌细胞无鞭毛，是革兰氏阴性菌杆菌。该菌利用的底物范围广，乳酸是其主要发酵产物 (Mitsuoka et al., 1974)。但该菌在瘤胃中的数量分布还不清楚。

八、其他瘤胃细菌

1. 脱硫弧菌（*Desulfovibrio*）

菌细胞呈弧杆状，有时呈 S 形，具有端生鞭毛，严格厌氧型革兰氏阴性菌。能还原硫酸盐和其他硫化物，在含铁盐乳酸-硫酸-琼脂培养基内培养，产生黑色菌落。能氧化乳酸、丙酮酸和苹果酸盐变成乙酸和 CO_2 。

2. 瘤胃脱硫肠状菌（*Desulfotomaculum ruminis*）

菌细胞呈直杆状或弧杆状，长 $3.0\sim 7.0\mu\text{m}$ ，直径 $0.3\sim 0.5\mu\text{m}$ 。菌细胞的两端呈圆形，单独或成对存在。鞭毛分布在菌细胞体表的周围，内生孢子呈卵圆形或圆形，它

通常位于菌细胞的一端。是严格厌氧型革兰氏阴性菌。当还原硫酸时氧化乳酸和丙酮酸，亚硫酸盐和可还原硫化物可转变成硫化氢。

3. 吉氏颤螺菌 (*Oscillospira guilliermondii*)

这是颤螺菌属的一种圆头大型杆菌，长达 10.0~50.0 μm ，直径 2.0~8.0 μm 。在细胞壁上有许多横向的空隙，使菌细胞体呈现横斑状。内生孢子一个或二个、位于菌细胞的中央，它的长度为 3.0~5.0 μm 。在宿主动物放牧的草场上经常发现这种颤螺菌属的内生孢子。可能是厌氧的，因为菌细胞暴露到空气即停止了能动性，是革兰氏阴性菌。

目前还没有培养这种颤螺菌的培养基，颤螺菌及其他大卵型菌在瘤胃中的生态作用及其生理特性尚不清楚。有研究表明，当瘤胃中引入纤毛虫后，颤螺菌和其他大卵型菌的数量则减少。当动物采食高含量糖分日粮时瘤胃中卵状奎因氏菌 (*Quinella ovalis*) 则迅速繁殖。

4. 消化链球菌 (*Peptostreptococcus*)

幼年反刍动物瘤胃内常有消化链球菌存在。原名为埃氏消化链球菌 (*Peptostreptococcus elsdenii*)，现已归为巨球菌属，即埃氏巨球形菌 (*Megasphaera elsdenii*)。消化链球菌属的其他菌株常与瘤胃中产氨有关。它们具有氨基酸脱氨基酶活性，可使苏氨酸、精氨酸脱氨基 (Hungate, 1966)。Chen 等 (1988) 发现，消化链球菌属的一菌株不仅具有高活性的产氨活性，而且在以肽或氨基酸为惟一能量来源时能迅速生长，该菌株后被鉴定为厌氧消化链球菌 (*P. anaerobius*) (Paster et al., 1993)。主要瘤胃细菌可利用的底物及其在液体培养基内发酵的产物见表 1-1。

表 1-1 主要瘤胃细菌可利用的底物及其在液体培养基内发酵的产物

瘤胃细菌种类	发酵底物	终产物
革兰氏阳性球菌		
牛链球菌 (<i>Streptococcus bovis</i>)	淀粉、麦芽糖、纤维二糖、蔗糖、葡萄糖、果糖、半乳糖、甘露糖、乳糖、(果胶、木糖、阿拉伯糖、甘露醇、甘油)	乳酸、(乙酸、甲酸)、CO ₂
黄色瘤胃球菌 (<i>Ruminococcus flavefaciens</i>)	纤维素、木聚糖、纤维二糖、(蔗糖、木糖、阿拉伯糖、葡萄糖、甘露糖、乳糖)	乙酸、琥珀酸、(甲酸、乳酸)、H ₂ 、CO ₂
白色瘤胃球菌 (<i>Ruminococcus albus</i>)	纤维素、木聚糖、纤维二糖、(蔗糖、木糖、阿拉伯糖、葡萄糖、果糖、甘露糖、乳糖、甘露醇)	乙酸、乙醇、(甲酸、乳酸)、H ₂ 、CO ₂
革兰氏阴性球菌		
向碱性韦荣氏球菌 (<i>Veillonella alcalescens</i>)	丙酮酸、乳酸、苹果酸、延胡索酸、D-酒石酸	丙酸、乙酸、H ₂ 、CO ₂

续表

瘤胃细菌种类	发酵底物	终产物
埃氏巨球形菌 (<i>Megasphaera elsdenii</i>)	麦芽糖、葡萄糖、果糖、甘露醇、乳酸、(蔗糖、甘油)	己酸、丁酸、异戊酸、戊酸、异丁酸、乙酸、琥珀酸、(甲酸、丙酸)、 H_2 、 CO_2
革兰氏阳性杆菌		
瘤胃乳酸杆菌 (<i>Lactobacillus ruminis</i>)	麦芽糖、纤维二糖、蔗糖、葡萄糖、果糖、半乳糖、甘露糖、(乳糖)	L-乳酸、D-乳酸、乙酸
小牛乳酸杆菌 (<i>Lactobacillus vitulinus</i>)	麦芽糖、纤维二糖、蔗糖、葡萄糖、果糖、半乳糖、甘露糖、乳糖	D-乳酸、乙酸
反刍兽真细菌 (<i>Eubacterium ruminantium</i>)	纤维二糖、葡萄糖、果糖、(木聚糖、果胶、麦芽糖、蔗糖、木糖、阿拉伯糖、乳糖)	丁酸、甲酸、乳酸、(乙酸、丙酸)、 CO_2
溶纤维真细菌 (<i>Eubacterium cellulosolvens</i>)	纤维素、麦芽糖、纤维二糖、蔗糖、葡萄糖、果糖、乳糖、(木聚糖、果胶、半乳糖)	乳酸、(甲酸、乙酸、琥珀酸、丁酸)、 H_2
伪长双歧杆菌 (<i>Bifidobacterium pseudolongum</i>)	淀粉、蔗糖、麦芽糖、葡萄糖、果糖、木糖、乳糖、半乳糖	乙酸、L-乳酸
多毛毛螺菌 (<i>Lachnospira multipara</i>)	果胶、纤维二糖、蔗糖、葡萄糖、果糖、(淀粉、麦芽糖、木糖、半乳糖、甘露糖、乳糖)	甲酸、乙酸、乳酸、(乙醇、琥珀酸)、 H_2 、 CO_2
少纤维二糖梭菌 (<i>Clostridium cellobioparum</i>)	淀粉、纤维二糖、阿拉伯糖、果糖、木糖、半乳糖、葡萄糖、(甘油、乳糖、甘露醇)	乙酸、乳酸、甲酸、琥珀酸
长胞梭菌 (<i>Clostridium longisporum</i>)	纤维素、果胶、纤维二糖、蔗糖、葡萄糖、果糖、半乳糖、甘露糖	甲酸、丁酸、乙酸、 H_2 、 CO_2
多糖解梭菌 (<i>Clostridium polysaccharolyticum</i>)	淀粉、纤维素、木聚糖、果胶、麦芽糖、纤维二糖、木糖、阿拉伯糖、(果糖)	甲酸、丁酸、乙酸、(丙酸)、 H_2
溶纤维丁酸弧菌 (<i>Butyrivibrio fibrisolvens</i>)	木聚糖、果胶、阿拉伯糖、葡萄糖、果糖、半乳糖、甘露糖、(淀粉、纤维素、麦芽糖、纤维二糖、蔗糖、木糖、乳糖)	甲酸、丁酸、乙酸、(乳酸、琥珀酸)、 H_2 、 CO_2
革兰氏阴性杆菌		
嗜淀粉瘤胃杆菌 (<i>Ruminobacter amylophilus</i>)	淀粉、麦芽糖	甲酸、乙酸、琥珀酸、(乳酸)
栖瘤胃普雷沃氏菌 (<i>Prevotella ruminicola</i>)	纤维二糖、葡萄糖、果糖、半乳糖、甘露糖、乳糖、(淀粉、木聚糖、果胶、麦芽糖、蔗糖、木糖、阿拉伯糖)	乙酸、琥珀酸、甲酸、丙酸、异丁酸、(丁酸、异戊酸、乳酸)

续表

瘤胃细菌种类	发酵底物	终产物
产琥珀酸丝状杆菌 (<i>Fibrobacter succinogens</i>)	纤维素、纤维二糖、葡萄糖、(淀粉、果胶、麦芽糖、乳糖)	乙酸、琥珀酸、(甲酸、丙酸、异戊酸)
溶糊精琥珀酸弧菌 (<i>Succinivibrio dextrinosolvens</i>)	果胶、麦芽糖、木糖、葡萄糖、半乳糖、(纤维二糖、蔗糖、阿拉伯糖、果糖、甘露糖、甘露醇)	琥珀酸、乙酸、(甲酸、乳酸)
溶淀粉琥珀酸单胞菌 (<i>Succinomonas amylolytica</i>)	淀粉、麦芽糖、果糖	琥珀酸、(乙酸、丙酸)
反刍兽新月形单胞菌 (<i>Selenomonas ruminantium</i>)	麦芽糖、纤维二糖、木糖、阿拉伯糖、葡萄糖、果糖、半乳糖、甘露糖、乳糖、甘露醇、(淀粉、蔗糖、甘油、乳酸)	乳酸、丙酸、乙酸、(琥珀酸)、 H_2 、 CO_2
脂解厌氧弧杆菌 (<i>Anaerovibrio lipolytica</i>)	果糖、甘油、乳酸	丙酸、琥珀酸、乙酸、(乳酸)、 H_2 、 CO_2
产琥珀酸弧杆菌 (<i>Vibrio succinogens</i>) (产琥珀酸沃林氏菌, <i>Wolinella succinogenes</i>)	氢气、甲酸、延胡索酸、苹果酸、硝酸盐、硒酸盐、亚硒酸盐、L-天冬氨酸、L-天冬酰胺、硫、阿魏酸	琥珀酸、(乙酸、乳酸)、 CO_2 、 H_2S 、亚硝酸盐、氨、元素硒
布氏密螺旋菌体 (<i>Treponema bryantii</i>)	果胶、纤维二糖、蔗糖、木糖、阿拉伯糖、葡萄糖、半乳糖、甘露糖、乳糖	甲酸、乙酸、琥珀酸

注：上表所列终产物，带横线者表示主要终产物，带有（）者是非经常性的，或偶尔菌株应变终产物。

资料引自 Krieg 和 Holt 的 *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*; Ogimoto 和 Imai, 1981; Stewart 等, 1997。

九、瘤胃产甲烷菌

产甲烷菌过去一直被误认为是细菌（又俗称真细菌，*Eubacterium*），但 16S rRNA 序列分析发现产甲烷菌是完全不同于细菌、系统进化独特的一类微生物——古菌或古细菌（*Archaea*，或俗称 *Archaeobacterium*）（Sowers, 1995）。古菌除产甲烷菌外，还有极端耐盐、高度嗜热菌，这些微生物被认为是生物进化过程中的早期产物，因此称之为古菌。

产甲烷菌是严格厌氧型菌，其细胞壁革兰氏染色呈阳性或阴性，但其细胞壁组成与细菌存在很大差异。细菌细胞壁具有典型的肽聚糖多聚体，而产甲烷菌的细胞壁为假胞壁质、异多糖或蛋白质，不含胞壁酸、二氨基庚二酸或磷壁酸质。产甲烷菌细胞的脂肪是甘油醚而不是甘油酯。

产甲烷菌能将 CO_2 、 H_2 、甲酸、甲醇、乙酸、甲胺及其他化合物转化成甲烷或甲烷和 CO_2 ，从中获得能量。几乎所有产甲烷菌可以将 H_2 和 CO_2 转化成甲烷。 H_2 和 CO_2 是甲烷产生的主要底物，甲酸也是重要的底物。产甲烷菌通过还原 CO_2 将 H_2 和 CO_2 、

甲酸生成甲烷（表 1-2）。

表 1-2 产甲烷菌的底物及其发酵反应方程式

底物	反应式
H ₂ 和 CO ₂	$4\text{H}_2 + \text{CO}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + 2\text{H}_2\text{O}$
甲酸	$4\text{HCO}_2\text{H} \rightarrow \text{CH}_4 + 3\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$
甲醇	$4\text{CH}_3\text{OH} \rightarrow 3\text{CH}_4 + \text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$
甲醇和 H ₂	$\text{CH}_3\text{OH} + \text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + \text{H}_2\text{O}$
甲胺	$4\text{CH}_3\text{NH}_2\text{Cl} + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 3\text{CH}_4 + \text{CO}_2 + 4\text{NH}_4\text{Cl}$
二甲胺	$2(\text{CH}_3)_2\text{NHCl} + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 3\text{CH}_4 + \text{CO}_2 + 4\text{NH}_4\text{Cl}$
三甲胺	$4(\text{CH}_3)_3\text{NHCl} + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow 9\text{CH}_4 + 3\text{CO}_2 + 4\text{NH}_4\text{Cl}$
乙酸	$\text{CH}_3\text{CO}_2\text{H} \rightarrow \text{CH}_4 + \text{CO}_2$

在瘤胃中产甲烷菌是一类重要的微生物。糖发酵细菌和原虫均不能产生甲烷，但这些微生物可以发酵产生甲酸、H₂ 和 CO₂，而后产甲烷菌将 H₂ 和 CO₂ 转化为甲烷。挥发性脂肪酸转化成甲烷是一个非常慢的过程，但瘤胃周转迅速，因此，瘤胃中其他微生物发酵产生的乙酸、丙酸或丁酸不易转化成甲烷。

产甲烷菌可在含有甲醇、氨和硫化物的培养基中生长，但乙酸作为底物时巴氏甲烷八叠球菌 (*Methanosarcina barkeri*) 生长缓慢，乙酸不是重要的产甲烷底物，因此，作为宿主动物能量的重要来源的乙酸不会因产甲烷过程而减少。

从瘤胃中分离到的产甲烷菌已有多个种类，有甲烷短杆菌属 (*Methanobrevibacter*)、甲烷细菌属 (*Methanobacterium*)、甲烷微菌属 (*Methanomicrobium*) 和甲烷八叠球菌属 (*Methanosarcina*)，其中对可活动甲烷微菌 (*Methanomicrobium mobile*)、反刍兽甲烷短杆菌 (*Methanobrevibacter ruminantium*)、甲酸甲烷杆菌 (*Methanobacterium formicicum*) 和巴氏甲烷八叠球菌 (*Methanosarcina barkeri*) 研究较多。

1. 反刍兽甲烷短杆菌 (*Methanobrevibacter ruminantium*)

菌细胞呈卵圆形杆状或球杆状，长 0.8~1.8μm，直径 0.7~1.0μm。成对存在，但也常常成链状。是严格厌氧型革兰氏阳性菌。不运动。细胞壁组成为假胞壁质。生长需要乙酸和辅酶因子，能利用 CO₂ 和 H₂、甲酸产生甲烷。

2. 可活动甲烷微菌 (*Methanomicrobium mobile*)

菌细胞呈圆头短杆状，长 1.5~2.0μm，直径 0.7μm。有一根端生鞭毛，因此可运动。是严格厌氧型革兰氏阳性菌。细胞壁组成为蛋白质。能转化 H₂ 和 CO₂、甲酸成甲烷。

3. 甲酸甲烷杆菌 (*Methanobacterium formicicum*)

菌细胞呈杆状或丝状，长 1.5~2.0μm，直径 0.4~0.8μm。不运动。革兰氏染色