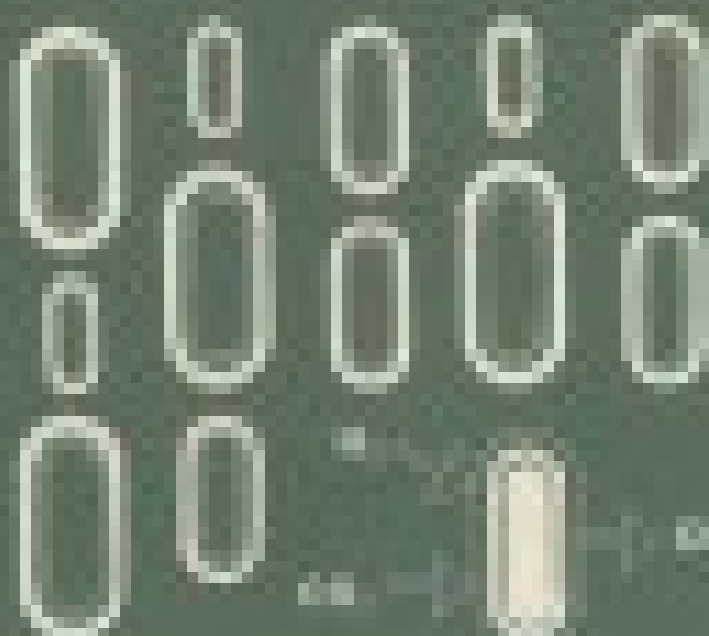


細菌代謝

曾義雄 編譯

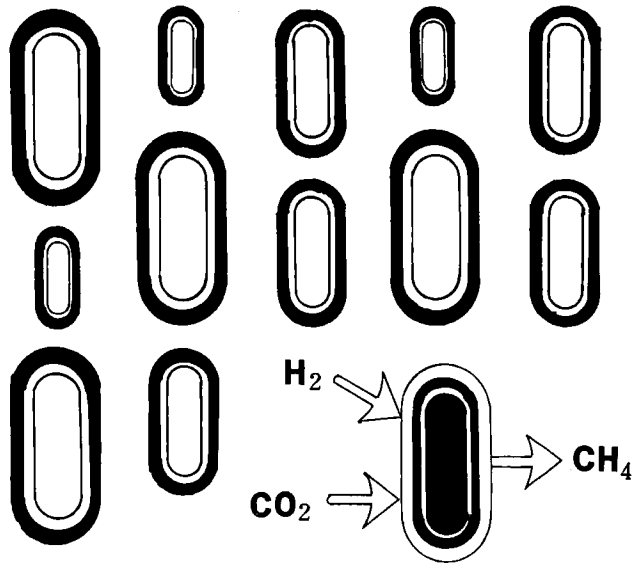
藝軒圖書出版社印行



細菌代謝

曾昭昭 編著

商務印書館出版



細菌代謝

曾義雄 編譯

藝軒圖書出版社印行

新聞局出版事業登記證
局版台業字第一六八七號

細菌代謝

定價新台幣

元

編著者：曾 義 雄 譯

發行所：藝軒圖書出版社

發行人：彭 賽 蓮

總經理：藝軒圖書文具有限公司

台北市羅斯福路三段316巷3號

電話：三九六一七八二四

三九六一七八二五

郵政劃撥：〇一〇六二九二一八

印刷所：永美美術印刷製版有限公司

台北市莒光路一一一號

中華民國七十四年 元 月

版權所有※翻印必究

著作權執照台內著字第 號

原 序

本書係為選修細菌代謝課程之學生編寫，但也希望讓學者們在細菌代謝課程的教學上當作參考，或供複習細菌代謝特論之用。

作者寫作本書的觀念來自於教授細菌代謝的經驗。第一章以大腸桿菌為範例來討論能量及生合成代謝的主要反應。然後是概述有氧代謝的歧異。接著，在簡述細菌酵素的含量與活性的調節之後是討論醱酵、化學礦營性與光營性代謝。最後一章則討論氮的代謝。在整本書中，作者不僅敘述代謝路徑與酵素反應，也試着闡明進行各該代謝反應的微生物之生理。

關於本書所用化學式，有兩點須加予說明。有機酸均以其鹽的形式稱呼，因為這樣較簡短（例如 formate 代表 formic acid, pyruvate 代表 pyruvic acid）。但在圖表中則以酸的形式表示。此外，還原態的 nicotinamide-adenine dinucleotide 及 nicotinamide-adenine dinucleotide phosphate 的縮寫係以 NADH_2 與 NADPH_2 表示而不用 NADH 與 NADPH 。如此寫法係把此等化合物當作 2 個電子的攜帶者，而在氧化還原反應中較多表示。

作者要特別感謝 Joan Macy、Lynne Quandt、Jan Andreesen 與 Peter Hillmer 閱稿、批評與建議，也要感謝 Ute Gnass 打字及幫助編寫索引與繪圖。最後，作者要感激出版商的耐心、熱心幫助與合作。

Gerhard Gottschalk

譯者的話

譯者講授研究所課程之微生物代謝有年，常因找不到適合的教本而煩惱。六十九年夏天在美國看到本書原文版，覺得是一本包羅甚廣而內容扼要的好書。後來更得知當地有很多大學都將之採用為細菌代謝、微生物生理或微生物代謝課程的教本。七十年暑假開始，譯者嚐試將本書翻譯成中文，希望介紹給更多讀者。但因實在太忙，經過三個暑假才勉強完成，而距離原版出書也已四年多。幸虧細菌代謝之資料早已相當完備，且書中內容並無太過時之處，否則真要徒勞無功。

此外，譯者要特別提出說明的是譯文中有許多專有名詞沿用原文而來加以翻譯，實用譯名太長對於文意的傳達有很多不便，而且有許多並無現成中譯可循，因而使譯文中英夾雜，讀起來像一般學生的筆記。幸虧譯述的主要目的在於介紹原理與觀念，相信專有名詞沿用原文並不妨礙其表達。然而，譯者了解如此做法會招來責罵，所以特別提出來說明苦衷。

最後，譯者翻譯本書，前後花費時間頗長，以致無法一氣呵成，如有未能達意或謬誤之處尚祈包涵，並請指正。

譯者 民國七十三年六月

目 錄

第一章 細菌之營養	1
I、 主要與次要之生物元素 (Major and Minor Bio- Elements)	1
II、 合成 ATP 之兩種基本機轉 (The Two Basic Mechanisms of ATP Synthesis)	5
III、 營養作為能源 (Nutrients as Energy Sources)	7
IV、 細菌對生長輔因子之需求 (Growth Factor Require- ments of Bacteria)	11
V、 摘要	13
第二章 大腸桿菌利用葡萄糖行有氧生長時如何合成 ATP	15
I、 <i>E. coli</i> 運輸葡萄糖至細胞內 (Transport of Glucose into the <i>E. coli</i> Cell)	17
II、 Glucose-6-phosphate 經由 Embden-Meyerhof-Parnas (EMP) 迴路 (pathway) 而降解成 Pyruvate	18
III、 丙酮酸經氧化去羧反應 (oxidative decarboxylation) 而成 為 acetyl-CoA	22
IV、 Acetyl-CoA 經 Tricarboxylic Acid Cycle (TCA 輪迴) 之氧化	24
V、 在呼吸鏈中生成 ATP (The Formation of ATP in the Respiratory Chain)	27

VI、摘要	41
第三章 <i>Escherichia coli</i> 由葡萄糖合成其細胞	43
I、 <i>E. coli</i> 細胞之組成 (Composition of <i>E. coli</i> Cells)	43
II、氮之同化 (Assimilation of Ammonia)	46
III、硫酸鹽之同化還原 (Assimilatory Reduction of Sulfate)	48
IV、氨基酸之生合成 (Biosynthesis of Amino Acids)	50
V、如何形成五碳醣磷酸酯 (pentose phosphates) 與 NADPH ₂	57
VI、核甘與去氧核甘 (Ribonucleotides and Dextro- ribonucleotides)	62
VII、脂質之生合成 (Biosynthesis of Lipids)	69
VIII、碳水化合物之生成 (Formation of Carbohydrates)	75
X、對一個補充反應系列之需要 (The Requirement for an Anaplerotic Sequence)	94
XI、摘要	97
第四章 大腸桿菌利用葡萄糖以外之受質所行的有氧生長	101
I、果糖 (fructose) 與乳糖 (lactose) 作為生長受質	101
II、醋酸 (acetate)、丙酮酸 (pyruvate) 與蘋果酸 (malate) 供作生長受質	104
III、摘要	108
第五章 好氧異營菌在代謝上之岐異	111
I、各種受質吸收的機轉 (The Different Mechanisms for the Uptake of Substrates)	111

II、	The Entner-Doudoroff Pathway	117
III、	經由五碳醣酸酯迴路降解醣類 (Sugar Degradation via the Pentose Phosphate Cycle)	122
IV、	丙酮酸支路 (The Methylglyoxal Bypass)	124
V、	能量代謝上的歧異 (Diversity in Energy Metabolism)	124
VI、	硝酸鹽之異化還原 (Dissimilatory Reduction of Nitrate)	127
VII、	替代的補充反應 (Alternate Anaplerotic Sequences) ...	130
VIII、	單分子與高分子之生合成 (Biosynthesis of Monomers and Polymers)	133
IX、	摘要	141
第六章	好氧異營菌之異化活動	143
I、	以胞外酵素降解高分子 (Degradation of Polymers by Exoenzymes)	143
II、	利用氨基酸生長 (Growth with Amino Acids)	146
III、	利用有機酸生長 (Growth with Organic Acids)	149
IV、	利用鏈狀烴生長 (Growth with Aliphatic Hydrocarbons)	156
V、	利用環狀化合物生長 (Growth with Aromatic Compounds)	159
VI、	利用 C ₁ 化合物生長 (Growth with C ₁ -Compounds) ...	166
VII、	不完全氧化作用 (Incomplete Oxidations)	171
VIII、	摘要	176
第七章	細菌代謝之調節	179
I、	藉誘發與壓制調節酵素之合成 (Regulation of Enzyme	

	Synthesis by Induction and Repression)	179
II、	酵素活性之調節 (Regulation of Enzyme Activity) ...	195
III、	摘要	207
第八章	細菌之醱酵	211
I、	酒精醱酵 (Alcohol Fermentation)	215
II、	乳酸醱酵 (Lactate Fermentation)	218
III、	丁酸與丁醇-丙酮醱酵 (Butyrate and Butanol-Acetone Fermentation)	230
IV、	混合酸與 butanediol 醱酵作用 (Mixed Acid and Butanediol Fermentation)	243
V、	丙酸與琥珀酸醱酵 (Propionate and Succinate Fermentation)	249
VI、	甲烷與醋酸醱酵 (Methane and Acetate Fermentation)	257
VII、	硫化物醱酵作用 (脫硫作用) [Sulfide Fermenta- tion (Desulfurication)]	266
VIII、	含氮化合物之醱酵 (Fermentation of Nitrogenous Compounds)	269
IX、	摘要	280
第九章	化學礦營性及光營性代謝	285
I、	化學礦營性代謝 (Chemolithotrophic Metabolism)	285
II、	CO ₂ 之同化 (Assimilation of CO ₂)	294
III、	光合代謝 (Phototrophic Metabolism)	300

IV、 摘要	312
第十章 分子態氮之固定	315
I、 固氮生物 (Nitrogen-fixing Organisms)	315
II、 固氮作用之生化學 (Biochemistry of Nitrogen Fixation)	317
III、 固氮酶之調節 (Regulation of Nitrogenase)	323
IV、 摘要	323
參考讀物	325
生物名詞索引	331
索 引	337

第一章 細菌之營養

細菌如同其他生物一樣需要某些營養以供生長。此等營養必須包括一些構成細胞物質以及供酵素與運輸系統 (transport systems) 活動的化學元素在內。此外，此等營養必須能供生物產生可資利用的能量。

I、主要與次要之生物元素 (Major and Minor Bio-Elements)

在週期表上所列的元素之中，為生物所大量需要者只有少數（濃度高於 10^{-4} M 者）。十種主要元素及其功用請見表 1.1。碳、氧、氫與氮為生物體中有機化合物之主要成分。硫供合成 cysteine、methionine 與一些輔酵素 (coenzymes)。磷存在於核酸、磷脂質 (phospholipids)、台口酸 (teichoic acid)，以及一些核苷如 ATP、GTP、NAD 與 FAD 等。其他四種主要生物元素為金屬離子，供酵素活性之輔因子 (cofactor) 與構成金屬錯合物之成分。例如，細胞裏的磷酸 (phosphate esters) 大部份均係以鎂之錯合物存在。細菌細胞壁上之磷脂蛋白 (phospholipoproteins) 亦與鎂離子相符合 (chelated)。

外酵素 (exoenzymes) 如澱粉分解酶類 (amylases) 與蛋白分解酶類 (proteases) 為含鈣之蛋白質，而雙吡啶酸鈣 (calcium di-picolinate) 為內孢子 (endospore) 之重要成分。鐵與亞鐵離子存

2 細菌代謝

表 1.1 十種主要生物元素之來源與其等在微生物之功能

元素	來源	在代謝中之功能
C	有機化合物、CO ₂	} 細胞物質之主要成分
O	O ₂ 、H ₂ O、有機化合物、CO ₂	
H	H ₂ 、H ₂ O、有機化合物	
N	NH ₄ ⁺ 、NO ₃ ⁻ 、N ₂ 、有機化合物	
S	SO ₄ ²⁻ 、HS ⁻ 、S ⁰ 、S ₂ O ₃ ²⁻ 、有機含硫化合物	methionine、thiamin pyrophosphate、coenzyme A、biotin 與 α-lipoic acid 之成分。
P	HPO ₄ ²⁻	nucleic acids、phospholipids 與 nucleotides 之成分。
K	K ⁺	細胞內之主要無機陽離子、一些酵素之輔因子。
Mg	Mg ²⁺	許多酵素之輔因子〔如激化酶類 (kinases)〕；存在於細胞壁、細胞膜與磷脂。
Ca	Ca ²⁺	酵素之輔因子；存在於胞外酵素 (amylases、proteases)；為內孢子之重要成分。
Fe	Fe ²⁺ 、Fe ³⁺	存在於 cytochromes、ferredoxins、及其他 iron-sulfur proteins；酵素之輔因子 (如一些 dehydratases)。

在於一些氧化還原之攜帶者 (carrier) 分子上，如細胞色素 (cytochromes) 與鐵硫蛋白 (iron-sulfur protein) 即是。

除此十種主要生物元素外，生物需要少量的一些他種元素 (表 1.2)。鋅與錳離子為所有微生物所必需。鋅尤其重要，因為 RNA 與 DNA 聚合酶 (polymerases) 均為含鋅之金屬蛋白 (zinc-metalloproteins)。好鹽性微生物 (halophilic microorganisms) 需要高濃度的氯化鈉。不過，此種情形是很例外的例子，大部份微生物都很少利用到鈉與氯離子，表 1.2 所列之其他金屬也都各有其特殊的功用。含鉬蛋白 (molybdoprotein) 在氮素代謝及甲酸 (formate) 之氧化上扮演重要的角色。黃嘌呤脫氫酶 (xanthine dehydrogenase) 也含鉬。含硒蛋白 (selenoprotein) 之中，甘氨酸脫氫酶 (glycine reductase) 所含之硒係以 selenocysteine 之形式存在。生物體內，凡需藉 B_{12} 以進行反應者都需要鈷。若干將電子由反應基質傳達給氧的酵素中都含有銅。另有一些微生物之罕見例子需要鎢與鎳。

生物元素大都以鹽 (salt) 存在於自然界，故被微生物吸收時即分別以陽或陰離子之形式吸收。只有大量元素之硫、氮、氧、氫與碳以比較多不同之形式被微生物所利用。

硫 通常以硫酸鹽 (sulfate) 之形式吸收，然後還原成硫化物 (sulfide) 之形式，才被利用於生合成。有些甲烷細菌只能在有硫化氫供作硫源時才能生長。Thiobacilli 與若干光營性細菌需要硫化物、元素態硫或硫代硫酸鹽 (thiosulfate) 作為電子之來源 (electron donor)。

氮 的需要量很大，因為細菌之乾重中約有 10% 為氮。氮在自然界，以氨、硝酸鹽、亞硝酸鹽、含氮有機物與分子氮存在。其中以氨最優先被利用；幾乎所有微生物都能利用氨。能利用硝酸鹽的微生物也很多，但並非所有微生物都能。其在被納入有機物之前必須先被還

4 細菌代謝

表 1.2 次要生物元素之來源與其等在微生物之功能

元素	來源	在代謝中之功能
Zn	Zn ²⁺	存在於 alcohol dehydrogenase、alkaline phosphatase、aldolase、RNA 與 DNA polymerase。
Mn	Mn ²⁺	存在於細菌之 superoxide dismutase；一些酵素之輔因子 enzymes (PEP carboxykinase, re-citrate synthase)。
Na	Na ⁺	為好鹽性微生物所需要
Cl	Cl ⁻	
Mo	MoO ₄ ²⁻	存在於 nitrate reductase、nitrogenase 與 formate dehydrogenase。
Se(硒)	SeO ₃ ²⁻	存在於 glycine reductase 與 formate dehydrogenase。
Co	Co ²⁺	存在於 coenzyme B ₁₂ -containing enzymes (glutamate mutase、methylmalonyl-CoA mutase)。
Cu	Cu ²⁺	存在於 cytochrome oxidase 與 oxygenases。
W	WO ₄ ²⁻	存在於一些 formate dehydrogenases。
Ni	Ni ²⁺	存在於 urease；為 hydrogen-oxidizing bacteria 行自營性生長時所需。

原成氨。亞硝酸為 NO₃⁻—NO₂⁻呼吸作用中，與 *Nitrosomonas* 及其相關諸屬行代謝活動後之產物。有些生物能將其還原為氨或 N₂。或者，亞硝酸鹽能被 *Nitrobacter* 屬氧化成硝酸鹽。有些細菌能固定分子態氮，並將之還原成氨。此種能力只存在於一些原核生物 (prokaryotes)，為真核生物 (eukaryotes) 所無。又，一些有機物亦能供給許多微生物作為氮源。通常，此等化合物都被分解成氨，以供合

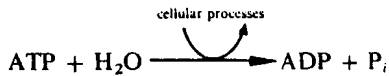
成之用。

碳、氫與氧 能以有機或無機之形式被利用；無機物中，如 CO_2 、 H_2 、 H_2S 、 NH_3 、 H_2O 、 O_2 、 NO_3^- 與 SO_4^{2-} 均是。地球上，生物所生成之有機物，沒有一種能堆積，亦即全部均能被分解。微生物在此中扮演重要角色。此種現象被稱為 “doctrine of microbial catabolic infallibility”，意即每一種自然界存在的含碳化合物均能被一些微生物利用。

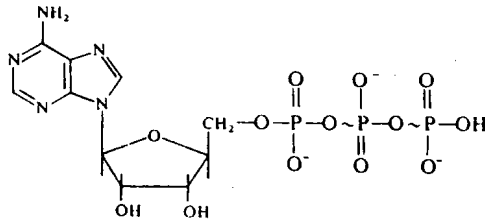
含碳、含氫與含氧化合物之代謝，其重要性不僅在於其等為細胞之主要成分，而且為產生能量之重要化合物。

II、合成 ATP 之兩種基本機轉 (The Two Basic Mechanisms of ATP Synthesis)

生物能源之主要攜帶者為 adenosine - 5' - triphosphate (ATP)。所有細胞之需能反應都直接或間接與 ATP 轉變成 ADP 與 P_i 之反應相伴隨 (coupled)：

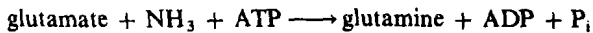


ATP 含二個磷酯鍵，帶有高的水解自由能。其鍵以 “~” 符號表之：

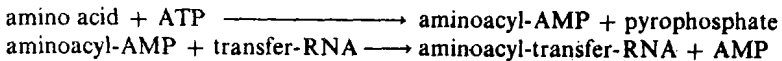


6 細菌代謝

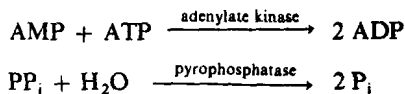
ATP 由於具有高能磷鍵，為一最佳之加磷化反應劑 (phosphorylating agent)，在生物體中用途極廣。一些中間代謝物可以被 ATP 致活以供進一步之縮合、還原或裂解反應。例如，麥氨酸 (glutamate) 與氨只要能先形成加磷化之中間代謝物，便能合成麥醯氨 (glutamine)，其反應為與 ATP 分解而生成 ADP 與 P_i 相配合：



AMP 與 ADP 在基群轉移 (group transfer) 上的高勢能也常被利用。例如，氨基酸經 ATP 作用後成為 AMP 之衍生物，然後放出 AMP，氨基酸轉而形成 aminoacyl-transfer-RNA：



腺苷激化酶 (adenylate kinase) 能利用 ATP，把 AMP 予以加磷而成 ADP；焦磷酸酶 (pyrophosphatase) 則將焦磷酸 (pyrophosphate) (PP_i) 分解為無機磷。因此，此一系列反應之終產物亦為 ADP 與 P_i ：



因此，在代謝反應中，ADP 與 P_i 為消耗能量後的主要產物，而由 ADP 與 P_i 合成 ATP 則為所有生物之一生命過程。ATP 生成之二種基本機轉為：電子傳遞加磷作用 (electron transport phosphorylation) 與受質階層加磷作用 (substrate-level phosphorylation)。

電子傳遞加磷作用指的是當電子由氧化還原電位差 (redox potential) 負值較大之電子供予者傳至一氧化還原電位差正值較大之電子接收者時，將其能量把 ADP 與 P_i 合成 ATP。呼吸鏈與光合作用