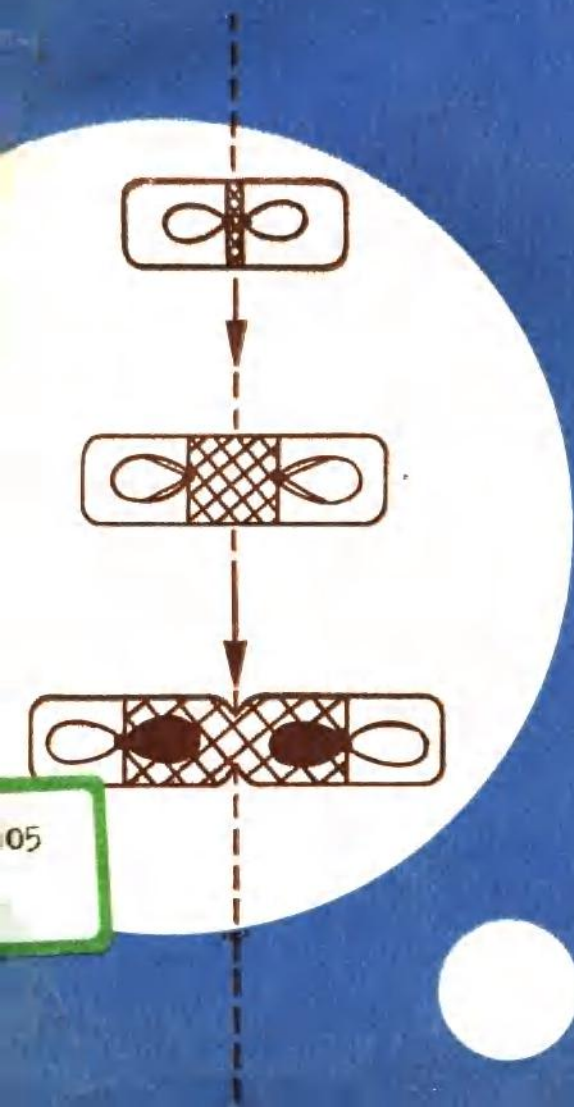


细菌代谢生理学

Gerhard Gottschalk 著

高树升 译
卢铁榛



大连理工大学出版社

本书根据 1979 Springer—Verlag New York Inc. 出版的
Gerhard Gottschalk 的 “Bacterial Metabolism” 一书翻译。

细菌代谢生理学

Xijun Daixie Shenglixue

高树升 卢铁栋 译

大连理工大学出版社出版、发行
(大连市甘井子区凌水河)
辽宁省机械研究院印刷厂印刷

开本: 850×1168 1/32 字数: 226千字
印张: 8³/₄ 印数: 0001—1000册
1990年11月第1版 1990年11月第1次印刷

责任编辑: 朱世瑛 张亚军 责任校对: 赵廷武
封面设计: 邹本忠

ISBN 7-5611-0301-8/Q·13 定价: 4.30元

中 译 者 序

Gerhard Gottschalk的《细菌代谢生理学》是一本阐述精辟,内容丰富,叙述得当的微生物学方面著作。在本书的翻译过程中得到中国科学院沈阳应用生态研究所戴祥鹏副研究员、辽宁大学生物系朱世瑛教授的审阅和指导;本书插图在绘制过程中辽宁大学学报(自然科学版)编辑部主任崔久满同志给予指导和帮助。谨此,致以衷心感谢。

《细菌代谢生理学》一书的目录、第一章至第六章是由高树升同志翻译;第七章至第十章由卢铁栋同志翻译。全书最后由高树升同志统稿。

本书可供大、中专微生物学专业师生以及微生物学专业工作者学习、参考用。

由于译者水平所限,翻译过程中错误和缺点在所难免,敬请专家及广大读者批评、指正。

译者

1990年10月

序

西德微生物学教授G. Gottschalk 著《细菌代谢生理学》一书是近年来较完整的一部教课书，本书共分十章，分别讨论了细菌的营养，能量反应原理，生物合成代谢，细菌代谢的调节，细菌发酵，化能营养和光能代谢的特征及其酶学水平的调节作用。最后一章作者还简要的讨论了生物固氮作用。书后还给出了可供读者深读的著作及便于查找的微生物及名词索引。

本书是以大肠杆菌作为模拟微生物来阐述的，因此对于需氧或厌氧菌的研究工作者，大专院校的师生具有极大的参考价值，同对工农医等有关部门的学研究，企业生产都有好的使用价值。

戴祥鹏

1990年4月于沈阳

前 言

本书为专修细菌代谢专业的大学生们而著。但是，我希望学者们能发现本书对教授细菌代谢课程和温习细菌代谢专业也很有帮助。

本书内容来源于我的教授细菌代谢专业经验。在前几章中，以埃希氏大肠杆菌(*Escherichia coli*)作为模式菌讨论能量代谢和生物合成代谢的主要反应，接着勾勒出有氧代谢的多样性，再接下来概要地叙述对细菌代谢的酶的含量和活性的调节及讨论细菌发酵，化能自养和光养代谢的特征，最后一章讨论固氮代谢。我试图通盘教材不仅描述代谢途径，而且对进行这些代谢反应的微生物的生理学特征予以叙述。

本书采用的分子式有两点有必要说明。有机酸一般以它们的俗名简称，但在图表中给出它们的游离酸分子式。另外应指出，分别以 NADH_2 和 NADPH_2 而不是 NADH 和 NADPH 来表示还原态烟酰胺腺嘌呤二核苷酸和还原态烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸。这是因为它们是双电子载体，如此写这些载体的氧化还原反应更方便些。

我要特别感谢Joan Macy, Lynne Quandt, Jan Andreesen和Peter Hillmer审阅本稿并提出意见和建议，我感谢Ute Gnass打印文稿和她在制备索引和图表等方面的无价帮助。最后，我感激出版社的关心，帮助和合作。

GERHARD GOTTSCHALK

目 录

第一章 细菌的营养	1
第一节 大量和微量元素	1
第二节 ATP 合成的两种基本机制	4
第三节 能源营养物	6
第四节 细菌的生长因子	9
第五节 小结	10
第二章 大肠杆菌利用葡萄糖有氧生长合成ATP	12
第一节 把葡萄糖运输入大肠杆菌细胞	13
第二节 经EM途径把葡萄糖-6-磷酸降解成丙酮酸	14
第三节 丙酮酸氧化脱羧成乙酰辅酶 A	17
第四节 经过三羧酸循环氧化乙酰 CoA	19
第五节 在呼吸链中产生ATP	21
第六节 小结	31
第三章 从葡萄糖生物合成大肠杆菌细胞	33
第一节 大肠杆菌细胞的组成	33
第二节 同化氮	35
第三节 同化还原硫酸盐	37
第四节 生物合成氨基酸	39
第五节 产生戊糖磷酸和 NADPH₂	44
第六节 核苷酸和脱氧核苷酸	48
第七节 生物合成脂类	53
第八节 合成糖类	58
第九节 合成聚合物	61
第十节 对回补顺序的需求	75
第十一节 小结	76

第四章 大肠杆菌利用非葡萄糖底物有氧生长	79
第一节 果糖和乳糖作为底物	79
第二节 乙酸、丙酮酸和苹果酸作为底物	81
第三节 小结	84
第五章 需氧异养型代谢的多样性	86
第一节 吸收底物的不同机制	86
第二节 ED 途径	90
第三节 经戊糖磷酸循环降解糖类	94
第四节 丙酮醛支路	96
第五节 能量代谢的多样性	97
第六节 异化还原硝酸盐	98
第七节 交替回补顺序	101
第八节 生物合成单体和聚合物	103
第九节 小结	110
第六章 好氧异养型的异化活性	112
第一节 胞外酶降解聚合物	112
第二节 利用氨基酸生长	115
第三节 利用有机酸生长	118
第四节 利用脂肪烃生长	123
第五节 利用芳香族化合物生长	125
第六节 利用 C_1 化合物生长	131
第七节 不完全氧化	135
第八节 小结	139
第七章 细菌代谢的调节	141
第一节 通过诱导和阻遏调节酶的合成	141
第二节 调节酶的活性	153
第三节 小结	164
第八章 细菌发酵	166
第一节 乙醇发酵	169

第二节	乳酸发酵·····	172
第三节	丁酸和丁醇——丙酮发酵·····	183
第四节	混合酸和丁二醇发酵·····	193
第五节	丙酸和琥珀酸发酵·····	198
第六节	甲烷与乙酸发酵·····	204
第七节	硫化物发酵(脱硫作用)·····	212
第八节	发酵含氮化合物·····	216
第九节	小结·····	225
第九章	化能自养和光养代谢·····	229
第一节	化能自养代谢·····	229
第二节	同化二氧化碳·····	236
第三节	光养代谢·····	241
第四节	小结·····	251
第十章	固定分子氮·····	254
第一节	固氮微生物·····	254
第二节	固氮生物化学·····	255
第三节	对固氮酶的调节作用·····	261
第四节	小结·····	261
参考书目	·····	263

第一章 细菌的营养

像所有生物一样，细菌生长需要一定的营养物。这些营养物包括有机和无机的物质，大量和微量的元素。

第一节 大量和微量元素

在元素周期表中只有少数几种元素，细菌以相对高浓度($>10^{-4}M$)需求。十种大量元素及其功能列于表1.1。

碳、氧、氢及氮是菌体内有机物的主体组成份。硫被用来合成半胱氨酸和蛋氨酸及一些辅酶。磷存在于核酸，磷脂，叶酸及

表1.1 十种大量元素，它们的来源及其在微生物菌体内的作用

元素	来 源	代谢功能
C	有机化合物, CO ₂	细胞物质的主要组成
O	O ₂ , H ₂ O有机化合物, CO ₂	
H	H ₂ , H ₂ O, 有机化合物	
N	NH ₄ ⁺ , NO ₃ ⁻ , N ₂ , 有机化合物	
S	SO ₄ ⁻ , HS ⁻ , S ⁰ , SO ₃ ⁻ 有机含硫化合物	半胱氨酸, 蛋氨酸, 硫胺素焦磷酸、辅酶A, 生物素及α-硫辛酸的主要成分核酸, 磷脂及核苷酸的组成成分
P	HPO ₄ ⁻	细胞中及一些酶的辅助因子中的主要无机阳离子
K	K ⁺	
Mg	Mg ⁺⁺	许多酶(如激酶)的辅助因子, 存在于细胞壁、膜及磷酸脂中。
Ca	Ca ⁺⁺	酶的辅助因子, 存在于胞外酶中(如淀粉酶、蛋白酶)吡啶二酸钙是芽孢的重要成分
Fe	Fe ⁺⁺ , Fe ⁺⁺⁺	存在于细胞色素, 铁氧还蛋白及其铁-硫蛋白中, 是一些酶(如一些脱水酶)的辅助因子。

一些核苷酸中，如 ATP，GTP，NAD和FAD 等。余下四种是金属离子，被用来作为酶活性的辅助因子及金属复合物，例如，许多有生物活性的磷酸酯在细胞内以镁的复合物存在。细菌细胞壁的磷脂蛋白也与镁离子螯合。

胞外酶，如淀粉酶和蛋白酶都是钙蛋白。吡啶二酸钙是芽孢的重要组成份。铁和铁离子在氧化还原载体中存在，如细胞色素，铁硫蛋白等。

除此十种大量元素外，菌体还需要一些微量元素（表1.2）。锌和锰对所有微生物都是重要的，由于RNA和DNA 都含锌，故锌尤其重要。氯化钠为嗜盐菌以高浓度需求，但这是特殊情况；大多数微生物只利用微量的钠和氯离子。表 1.2 还列举了其它有特殊功能的金属元素。钼蛋白在氮代谢及甲酸氧化反应中起重要

表1.2 微量元素来源及在微生物菌体中的一些功能

元素	来 源	代 谢 功 能
Zn	Zn^{++}	存在于乙醇脱氢酶，碱性磷酸酶，醛缩酶，RNA和DNA聚合酶中。
Mn	Mn^{++}	存在于细菌超氧化物歧化酶中，某些酶的辅助因子（PEP羧激酶，反-柠檬酸合酶等）。
Na	Na^{+}	嗜盐菌需要
Cl	Cl^{-}	
Mo	$MoO_4^{=}$	存在于柠檬酸还原酶，固氮酶及甲酸脱氢酶中。
Se	$SeO_3^{=}$	存在于甘氨酸还原酶和甲酸脱氢酶中。
Co	Co^{++}	存在于含辅酶 B_{12} 的酶中（谷氨酸歧化酶，甲基丙二酸单酰CoA变位酶）
Cu	Cu^{++}	存在于细胞色素氧化酶和氢化酶中
W	$WO_4^{=}$	存在于甲酸脱氢酶中
Ni	Ni^{++}	存在于脲酶中，氢氧化细菌自养生长需要。

作用，黄素脱氢酶中也含有钼；甘氨酸还原酶以硒合半胱氨酸的形式含有硒；进行需 B_{12} 反应的所有菌体需要钴；铜存在于从底物向氧转移电子的一些酶中。在一些罕见的情况下一些微生物需要钨和镍。

在自然界中，大多数的元素以盐的形式存在，微生物分别以阳离子和阴离子的形式同化它们。微生物利用化合物的多样性仅从表 1.1 中前五种元素硫、氮、氢、氧和碳则可窥视一斑。

在正常情况下，硫以硫酸根的形式被吸收，还原成硫化物用以生物合成。但某些细菌却依靠可利用的还原态含硫化合物。一些甲烷细菌只能以硫化氢作为硫源，硫杆菌和一些光合细菌以硫化物，元素硫或硫代硫酸盐作为电子供体。

氮素约占细菌干物质总量的10%，所以其摄取量较大，其可利用形式可为氨，硝酸根，亚硝酸根，含氮有机化合物，少数微生物可利用分子氮。较上乘的氮源当属氨，事实上所有的微生物都可以利用氨。硝酸根能为许多但不是全部微生物所利用，但在其被合成有机物之前需被还原成氨。亚硝酸根是硝酸——亚硝酸呼吸和亚硝化单胞菌及其有关的菌种的代谢活性的产物。一些菌体能把亚硝酸根还原成氨或 N_2 ，相反，硝化细菌却把亚硝酸根氧化成硝酸根。有些细菌能固定分子氮并把它还原成氨，这种能力只有原核生物具备，真核生物中至今还未发现。有许多微生物以有机化合物作为氮源，通常这些化合物都被降解成可为生物直接利用的氨。

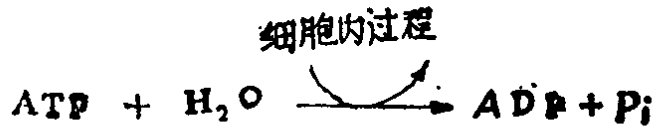
细菌对碳、氢、氧可以有机或无机化合物的形式利用，在被利用的无机化合物中有 CO_2 、 H_2 、 H_2S 、 NH_3 、 H_2O 、 O_2 、 NO_3^- 和 SO_4^{2-} 。在自然界中，没有任何一种由生物产生的有机化合物沉积，这是由于所有有机物都可被降解，微生物在这个降解作用中起到重要作用。它们的多能性导致产生出所谓的“微生物分解多能学说”，意思是说现存的每种含碳化合物都能为某种微生物利用。

含碳、氢、氧的化合物不仅因为是细胞的主要成分而十分

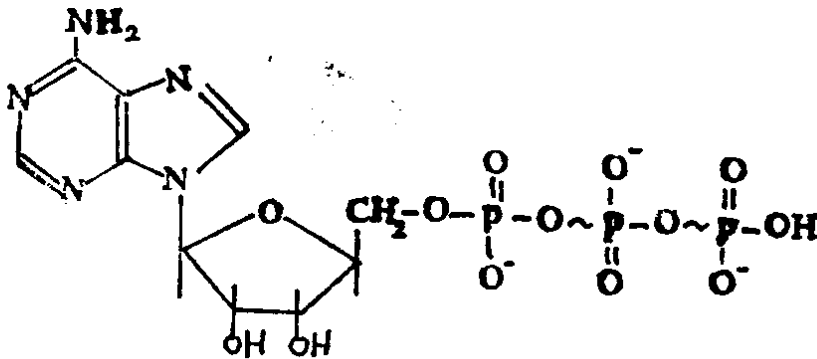
重要，而且这些化合物也是微生物能的主要来源。

第二节 ATP合成的两种基本机制

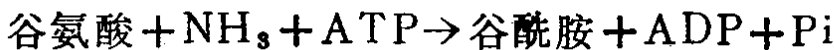
生物能主要来源于腺嘌呤-5'-三磷酸 (ATP)，生物细胞内所有需能过程都直接或间接地与ATP转化成腺嘌呤-5'-二磷酸 (ADP)和无机磷酸 (Pi)反应相偶联：



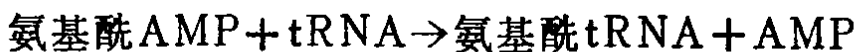
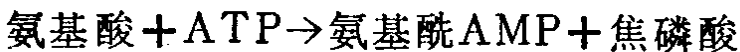
ATP 分子内有两个高能磷酸键，这些键用“~”符号标识：



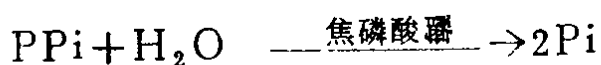
ATP的消耗使细胞代谢的中间产物激活从而进行下一步反应，如浓缩，还原和裂解。如只有磷酸化的中间产物产生后，从谷氨酸和氨合成谷酰胺，因此这个反应与从ATP产生ADP和Pi相偶联：



AMP和ADP基的高转基势能在许多反应中也发挥作用。氨基酸被ATP激活并转化成它们相应的AMP衍生物，形成氨基酰t-RNA后再释放AMP。



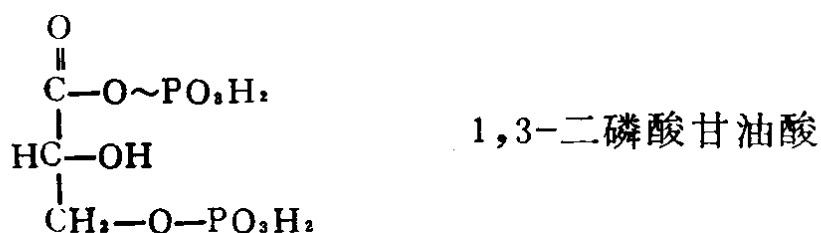
腺苷酸激酶催化利用ATP使AMP磷酸化成ADP的反应，焦磷酸被焦磷酸酶水解成无机磷酸，所以这个反应系列的终产物还是ADP和Pi：



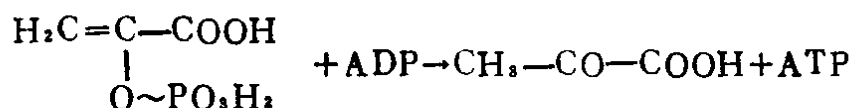
可见，在耗能代谢反应中的主要产物是ADP和Pi，从ADP和Pi产生ATP又是所有生物的生命过程。产生ATP有两种基本机制：电子传递磷酸化和底物水平磷酸化。

电子传递磷酸化指的是电子从负氧还电势的供体向带更多正氧还电势的受体流动与从ADP和Pi合成ATP相偶联的代谢反应。发生电子传递磷酸化的系统是呼吸链和光合细胞器。

底物水平磷酸化是产生ATP的第二个机制。在有机底物降解时，产生一部分含有高能磷酸键的中间产物，这类中间产物有：



这类带有~P键的化合物的进一步代谢与磷酸基向ADP转移相偶联，这种产生ATP的机制就叫做底物水平磷酸化。

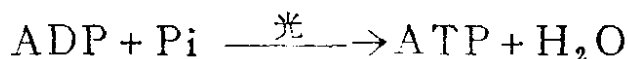


第三节 能源营养物

前已述及，营养物不仅给有机体提供生命必须的元素，营养物也是能量的来源以产生 ATP。在自然界能被利用的能源物及能被微生物利用的能源物，不一定适用于每一种细菌。因此有必要在能源特征基础上将细菌分类。能利用光能的细菌称为光能型(Phototrophs)；如果ATP来源于化学反应，进行这类能量代谢的细菌则称为化能性(Chemotrophs)。

一、光能型菌

光能型菌有光合细胞器，能把光能转化成 ATP 的高能磷酸键。



光能型菌一般以CO₂为碳源，并从CO₂合成细胞有机物的光能型菌叫C-自养型 (C-autotrophs)，因此，光能型细菌又是 C自养型生物。当它们利用CO₂生长时，还需要用以还原CO₂成细胞物质水平的电子供体。表1.3表明它们和植物及兰绿细菌一样，通常以无机化合物为电子供体。光能细菌利用分子氢和还原态含硫化合物，这样的细菌叫光能无机营养型 (Photolithotrophs)。一些细菌在有光时也能用有机物生长，如琥珀酸和乙酸。在这些条件下，在还原反应中的电子来源都是有机物，这种细菌叫光能

表1.3 两种光能代谢

代谢型	电子供体	碳源	举 例
无机光养型	H ₂ O	CO ₂	植物、兰绿细菌
	H ₂ S, S ⁰ , H ₂	CO ₂	着色菌科(Chromatiaceae) 绿硫细菌(Chlorobiaceae)科
有机光养型	有机物	有机物	红螺菌科(Rhodospiriuaceae)

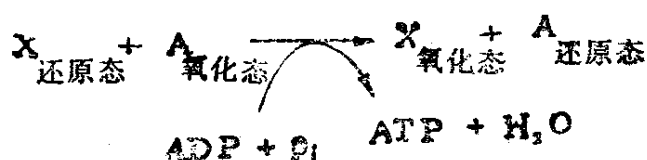
有机营养型(Photoorganotrophs)。其主要的细胞碳来源于有机物而非CO₂，故如此生长的细菌又叫碳异养型(Cheterotrophs)。要注意区分，碳自养型和碳异养型的术语是反映碳源的性质，而无机营养型和有机营养型的术语是描述所用电子供体的性质。

二、化能型

大多数细菌通过化学反应获得ATP，这些反应一般为氧化还原反应，这意味着某一

底物被还原伴随着消耗

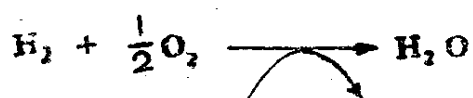
另一底物：



高等生物只能利用有机

底物作为电子供体(X_{还原态})，以氧作为电子受体(A_{氧化态})，对细菌来说，这是一种特殊情况。细菌的能量代谢中可以利用其它供体和受体。这里，A_{氧化态}可以代表氧，硫酸盐，硝酸盐，CO₂或有机化合物，X_{还原态}可以是无机或有机化合物。参照光能型菌营养物分类的方法，利用有机物作为电子供体的细菌称为化能有机营养型(Chemoorganotrophs)，这一大菌群包括需氧和厌氧菌。如表1.4，厌氧菌利用硝酸盐，硫酸盐或有机物作为电子受体，可见，进行发酵的细菌，如芽孢梭菌及乳酸菌，属于这一类。

化能无机营养型(Chemolithotrophs)利用无机电子供体，如氢，硫化氢，亚铁离子，亚硝酸盐或氨，这些化合物被氧分别氧化成水，硫酸盐，铁离子及硝酸盐。这些放能反应与从ADP和Pi产生ATP相偶联：



有些菌，如反硝化硫杆菌(Thiobacillus denitrificans)能用硝酸根代替氧。

虽然产甲烷和产乙酸细菌与其它化能无机营养型细菌有着截然的区别，由于它们是专性厌氧菌，还是应把它们放在这一营养类型。它们利用分子氢把

表1.4

两种化养型代谢

代谢型	电子供体	电子受体	碳源	举 例
化能有机 营养型	有机物	O ₂	有机物	假单胞菌属 (Pseudomonas)
	有机物	NO ₃ ⁻	有机物	芽孢杆菌属 (Bacillus)
	有机物	SO ₄ ⁼	有机物	地衣杆菌(B.licheniformis)
化能无机 营养型	有机物	SO ₄ ⁼	有机物	硫酸盐还原菌
	有机物	有机物	有机物	芽孢梭菌 乳酸细菌
	H ₂	O ₂	CO ₂	氢氧化细菌
	H ₂ S	O ₂	CO ₂	硫杆菌
	H ₂ S	NO ₃ ⁻	CO ₂	反硝化硫杆菌 (Th.denitrificans)
	Fe ⁺⁺	O ₂	CO ₂	铁氧化 硫杆菌 (Th.Ferrooxidans)
	NH ₃	O ₂	CO ₂	亚硝化单胞菌属 (Nitrosomonas)
	NO ₂ ⁻	O ₂	CO ₂	硝化细菌属 (Nitrobacter)
	H ₂	CO ₂	CO ₂	产甲烷细菌
	H ₂	CO ₂	CO ₂	醋杆菌属 (Acetobacterium)

CO₂ 还原成甲烷或乙酸从而获得ATP,所以它们在产能时只利用无机物。

很显然,化能无机营养型菌获得 ATP 不必分解有机物,它们的碳源一般是CO₂,因此它们是碳自养菌。但是许多化能无机营养型菌不是绝对地只进行这种能量代谢,例如,在适当的条件下,氢氧化细菌可以化能有机营养型生长(厌氧利用碳水化合物或有机酸),因此,它们可称为兼性化能无机营养型(所有的氢氧化细菌及部分硫杆菌)。有些种细菌[亚硝化单胞菌属(Nitrosomonas),氧化硫硫杆菌(Thiobacillus thiooxidans)]缺乏无机电子供体就不能生长则可称为专性化能无机营养型。

第四节 细菌的生长因子

至今有人假设微生物能合成本身生长所需的所有有机物。事实上，碳自养细菌能从 CO_2 合成它们所有的细胞碳，如真养产碱菌(*Alcaligenes eutrophus*)和维氏硝化杆菌 (*Nitrobacter winogradskyi*)。还有的碳异养菌能利用简单碳源(如葡萄糖)生长，如埃希氏大肠杆菌(*Escherichia coli*) 和巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*) 及巴斯德芽孢梭菌 (*Clostridium pasteurianum* 等。但是，有些细菌不能合成生长所需的所有有机物，依靠某种生长因子。这些因子可分为三大类：

1. 维生素及有关化合物；
2. 氨基酸；
3. 嘌呤与嘧啶。

培养基中必须存在的生长因子的数量和种类视菌而别。乳酸细菌生长实际上需要所有生长所需的氨基酸，嘌呤、嘧啶及维生素，它们的生物合成能力实在有限。一般来讲微生物需维生素及其相关化合物现象较普遍。一些维生素在代谢中的功能如表1.5所述。

各种微生物与生长因子的确切的对应关系还不十分清晰，微生物学家们往往在生长培养基中添加酵母膏和蛋白胨作为复合的廉价因子源。组分已知的合成培养基则用来作为对已知特殊菌的需求的特殊用途，如克氏梭菌(*Clostridium kluyveri*)只有在带有生物素和 P-氨基苯甲酸的加富培养基中才能生长，光合细菌的培养基中则需添加尼克酸、硫胺素、P-氨基苯甲酸、生物素及维生素 B_{12} 的维生素溶液。有些菌表现出特殊需求，嗜血菌属(*Haemophilus*) 的培养基中必须添加氯高铁血红素(hemin)用以细胞色素和NAD的合成。拟杆菌属(*Bacteroides*) 各种也需要氯高铁血红素，反刍甲烷杆菌 (*Methenobacterium*