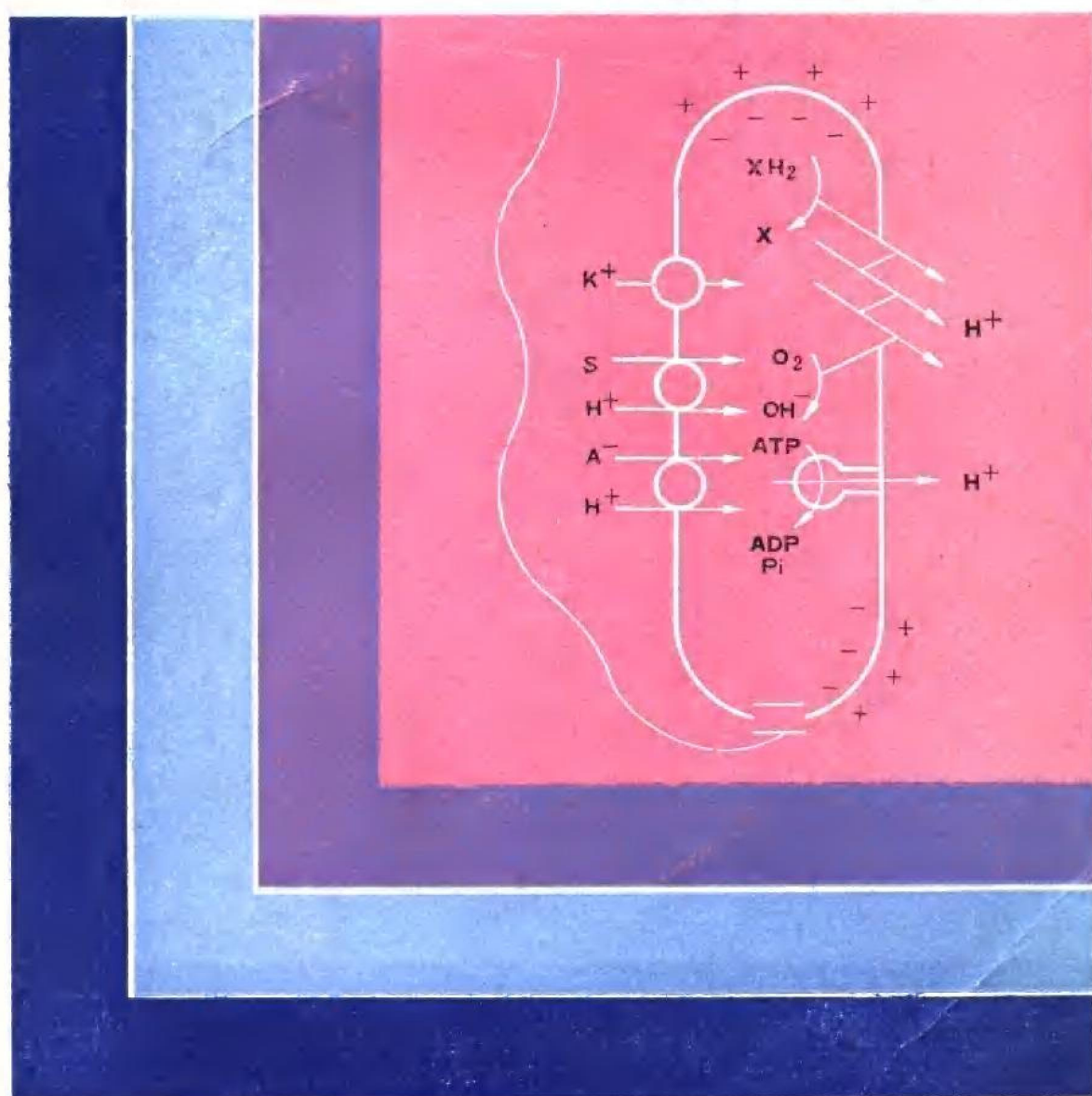


微生物生理学

程皆能 主 编

· 复旦大学出版社 ·



内 容 提 要

微生物生理学是从生理生化的角度研究微生物的生命活动规律。全书分九章。第一章系统介绍微生物细胞的结构与功能；第二至六章阐述微生物的代谢活动，包括微生物的营养和营养物质的吸收、糖代谢和能量代谢、脂类代谢、氮代谢和自养微生物的营养代谢；第七章介绍微生物的代谢调节；最后，分别在第八、九章介绍微生物的生长繁殖以及分化。

本书可作为大专院校微生物专业及生物学其他专业的教材，也可供从事农、工、医微生物研究和生产的工作人员参考。

微 生 物 生 理 学

毛富根 张伟心 编 著
程皆能 杨庆云 杨启瑞

复旦大学出版社出版

(上海国权路579号)

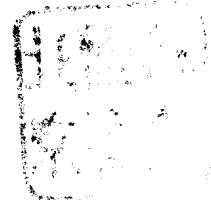
新华书店上海发行所发行 复旦大学印刷厂印刷

开本787×1092 1/16 印张 15.25 插页0 字数380千

1987年6月第1版 1987年6月第1次印刷

印数1—5,000

统一书号：13253·052 定价：2.60元



前 言

微生物生理学是微生物学的一个重要分支,它是从生理生化的角度研究微生物细胞的形态结构和功能,以及微生物生命活动规律的学科。

细胞是微生物个体的基本结构单位。微生物细胞的细胞壁、细胞膜、细胞核以及某些细胞器等结构的深入研究,不仅揭示了原核生物和真核生物、革兰氏阳性细菌和革兰氏阴性细菌以及各种微生物之间的细胞结构和功能上的重要差异,同时也为药物筛选、疾病防治和微生物发酵等方面提供了理论依据。

微生物生理学的最重要的内容是研究微生物的各种代谢活动,包括分解代谢、合成代谢、次生代谢、异养代谢、自养代谢和代谢调节等。

微生物的分解代谢不仅为细胞的合成代谢提供了中间代谢物,同时还为细胞的代谢活动提供了充足的能量。由于微生物种类繁多,所处的环境条件不一,因此同一物质可经不同分解途径,而产生不同的代谢产物。微生物代谢途径的多样性在理论上和生产实践上都有重要意义。

合成代谢是指将分解代谢所提供的,或从周围环境中所吸收的一些小分子物质合成生物大分子物质的过程。微生物细胞内的糖类、脂类、蛋白质以及核酸等大分子物质的合成途径基本上与高等生物相似,而生物固氮却是微生物所特有的合成代谢过程。随着生物固氮机理的日益清楚,人类终将在人工模拟生物固氮研究方面获得成功,其理论与实际意义是不可估量的。

次生代谢物是指一些对微生物无明显生理功能,或者对生长非必需的微生物代谢产物,如抗生素、色素等。抗生素类次生代谢物在理论上和实际应用上起着巨大作用,它们的合成途径和代谢调节等基本理论的研究已相当深入,并已成为微生物生理学研究的一个新领域。

代谢调节是生物生命活动的最基本的生理特征。代谢调节最基本的方式是控制酶的反应速度和酶的生物合成。生物通过代谢调节保证了生命活动的有序性,同时也保证了生物对环境条件的适应性。微生物代谢调节机理的研究已为人类控制和利用微生物代谢活动提供了理论依据。发酵法生产氨基酸和核苷酸等代谢产物,就是利用微生物代谢调节的最成功的实例。目前微生物代谢调节理论的研究已经成为微生物生理学研究的中心课题。

自养代谢是生物的特殊生理类型。微生物的一些自养方式是生物界所特有的。自养微生物与自然界的物质循环、土壤肥力、环境保护以及工业冶金等关系密切,因此这类微生物已经引起人们的重视,且研究得相当深入。

以上概述了本书将要讨论的主要方面。由此可见,微生物生理学所涉及的面是十分广泛的,它与其他学科,如生物化学、细胞学、遗传学和分子生物学等关系密切,它们之间互相推动,有时甚至混为一体。因此,在学习微生物生理课程的同时也要注意掌握其他有关学科的基本理论。

本书是在原有讲义的基础上修改而成的。全书共九章,其中第一至第六章由程皆能编写,第七章由张伟心和杨启瑞编写,第八章由毛富根编写,第九章由杨庆云编写。全书经沈

仁权教授审阅,并由盛祖嘉教授审阅第八章,周德庆副教授审阅第六章。本书大部分插图由陶静芳同志描绘。此外,复旦大学微生物学教研组的老师也给予很大鼓励和支持。编者对以上各位的指导和帮助表示衷心感谢。

限于编者的水平,本书在内容选择、体系安排等方面可能有不少错误和不足之处,请读者多加指正。

程皆能

1985年于复旦大学生物系

目 录

前 言

第一章 微生物细胞的结构与功能

第一节 微生物细胞的表面结构及其附属物	(3)
一、鞭毛和菌毛	(3)
1. 鞭毛的基本结构和鞭毛运动的机理(3) 2. 鞭毛运动与细菌的趋避性(5) 3. 鞭毛细丝的合成(6) 4. 菌毛(7) 5. 真核微生物的鞭毛和菌毛(8)	
二、荚膜和粘液层	(9)
1. 微生物的荚膜和粘液层的观察(9) 2. 荚膜的化学组成(9) 3. 荚膜和粘液层多糖的生物合成(10) 4. 培养条件对荚膜形成的影响(11)	
三、细胞壁	(12)
1. 原核生物的细胞壁(13) 2. 真核微生物的细胞壁(22)	
第二节 细胞膜	(23)
一、细胞膜的组分	(24)
二、细胞膜的结构	(24)
1. 脂质双层(24) 2. 蛋白质(25)	
三、细菌细胞膜的功能	(26)
第三节 细胞核	(27)
一、细菌的细胞核	(27)
二、细菌染色体	(28)

第二章 微生物的营养和营养物质的吸收

第一节 微生物的营养元素	(32)
第二节 微生物的能源营养	(34)
一、光能营养	(34)
二、化能营养	(34)
第三节 微生物所需的生长因子	(36)
第四节 营养物质的传送机制	(37)
一、被动扩散	(37)
二、促进扩散	(37)
三、主动传送	(37)
四、基团转位	(40)

第三章 微生物的糖代谢与能量代谢

第一节 糖类的分解代谢	(42)
-------------------	--------

一、EMP 途径	(42)
二、己糖单磷酸途径 (HMP 途径)	(43)
三、ED 途径	(47)
四、磷酸酮解途径	(48)
第二节 微生物的一些发酵途径	(49)
一、酵母菌的乙醇发酵和甘油发酵	(49)
1. 酵母菌的第一型发酵(乙醇发酵)(49) 2. 酵母菌的第二型发酵(甘油发酵)(49) 3. 酵母菌的第三型发酵(甘油发酵)(51)	(51)
二、乳酸发酵	(51)
1. 同型发酵途径(51) 2. 异型发酵途径(51) 3. 双歧途径(52)	(54)
三、丁酸发酵和丙酮-丁醇发酵	(54)
1. 丁酸发酵(54) 2. 丙酮-丁醇发酵(55)	(56)
四、混合酸发酵和丁二醇发酵	(56)
1. 混合酸发酵(56) 2. 丁二醇发酵(57)	(59)
第三节 微生物的有氧呼吸	(59)
一、三羧酸循环	(60)
1. 丙酮酸经氧化脱羧生成乙酰 CoA(60) 2. 乙酰 CoA 经三羧酸循环被彻底氧化(62) 3. 厌氧微生物如何获得它们所需的 TCA 循环的中间代谢物(63) 4. 回补途径(63)	(64)
二、乙醛酸循环	(64)
第四节 生物能力学原理	(65)
一、自由能	(65)
二、ATP 与能量偶联	(66)
三、底物水平磷酸化作用	(68)
四、电子传递磷酸化作用——通过呼吸链产生 ATP	(70)
1. 氧化还原电位(70) 2. 呼吸链的组成成分(70) 3. 电子传递磷酸化作用(氧化磷酸化作用)(72)	(76)
第五节 糖类的合成	(76)
一、单糖的合成	(76)
二、多糖的合成	(77)
1. 肽聚糖的合成(77) 2. 肽聚糖的生物合成与某些抗生素的作用机制(79)	(77)

第四章 脂类、甾醇类、芳香类和烃类的代谢

第一节 微生物的脂类代谢	(81)
一、微生物的脂类	(81)
1. 脂肪酸(81) 2. 磷酸甘油酯(磷脂)(82) 3. 糖脂(83)	(85)
二、脂肪酸的生物合成	(85)
三、磷脂酸(Phosphatidic acid)的生物合成	(87)
四、磷脂的生物合成	(87)
五、脂类的降解	(88)
第二节 甾醇类化合物的生物合成	(90)
一、甲羟戊酸的合成	(90)
二、鲨烯、羊毛甾醇和甾醇的合成	(91)
第三节 微生物对芳香族化合物的分解作用	(92)

一、微生物对苯丙氨酸和酪氨酸的分解作用	(92)
二、芳香化合物转变为儿茶酚和原儿茶酸	(93)
三、儿茶酚和原儿茶酸的分解	(93)
1. 邻位分解(3-氧代己二酸途径)(93) 2. 间位裂解(96)	

第四节 烃类的利用

一、烃类的吸收	(97)
二、烃类的氧化	(97)

第五章 微生物的氮代谢

第一节 微生物的固氮作用

一、固氮微生物	(100)
二、生物固氮机理	(101)
1. 固氮酶的组成成分(101) 2. 固氮酶催化的氮的固定反应(102) 3. 还原力的来源(104) 4. 固氮酶对氧的敏感性(104) 5. 共生固氮作用(106)	
三、固氮酶活性的调节	(106)
1. 氮的影响(106) 2. 谷氨酰胺合成酶与固氮酶的关系(107)	

第二节 氮的同化

一、氮的同化途径	(108)
二、影响微生物氮同化途径的因素	(109)

第三节 氨基酸的一般代谢反应

一、氨基酸的脱羧作用	(110)
二、氨基酸的脱氨基作用	(111)
1. 氧化性脱氨基作用(111) 2. 非氧化性脱氨基作用(112)	
三、氨基酸的转氨基作用	(115)
四、氨基酸消旋酶	(116)

第四节 氨基酸的生物合成

一、谷氨酸族(或称为 α -酮戊二酸族)氨基酸的生物合成	(117)
1. 鸟氨酸、脯氨酸和精氨酸的生物合成(117) 2. 赖氨酸的生物合成(119)	
二、天冬氨酸族和丙酮酸族氨基酸的生物合成	(121)
1. 苏氨酸、赖氨酸(细菌)和甲硫氨酸的生物合成(121)	
2. 分枝氨基酸(异亮氨酸、缬氨酸和亮氨酸的生物合成)(124)	
3. 天冬氨酸族氨基酸生物合成的代谢调节(124)	
三、丝氨酸和甘氨酸族氨基酸的生物合成	(125)
四、芳香族氨基酸的生物合成	(127)
1. 苯丙氨酸、酪氨酸和色氨酸的生物合成(127) 2. 组氨酸的生物合成(129)	

第五节 嘌呤、嘧啶的代谢

一、嘌呤和嘧啶的分解	(131)
1. 嘌呤的分解(131) 2. 嘧啶的分解(133)	
二、嘌呤、嘧啶核苷酸的生物合成	(135)
1. 嘌呤核苷酸的生物合成(136) 2. 嘧啶核苷酸的生物合成(135) 3. 脱氧核糖核苷酸的合成(138)	
三、嘌呤、嘧啶核苷酸生物合成的调节	(140)

第六章 自养微生物的营养代谢

第一节 自养微生物的主要类群和特性(142)

一、化能无机营养菌(142)

1. 硝化细菌(142)
2. 硫化细菌(144)
3. 氢细菌(145)
4. 铁细菌(145)

二、光能无机营养菌(光合细菌)(146)

1. 绿色细菌(146)
2. 紫色细菌(146)
3. 蓝细菌(146)

第二节 自养微生物的营养代谢(146)

一、自养微生物的能量代谢(146)

1. 化能自养菌的能量代谢(147)
2. 光能自养菌的能量代谢(148)

二、还原力的产生(152)

1. 化能自养菌产生还原力的方式——反向电子传递(152)
2. 光合蓝细菌和其他光合细菌产生还原力的方式(154)

三、CO₂ 的同化(155)

1. 卡尔文循环(155)
2. 还原性三羧酸循环固定 CO₂(157)

第三节 甲基营养菌(158)

一、甲基营养菌的类群和特性(158)

二、甲基营养菌的碳同化途径(160)

1. 丝氨酸-异柠檬酸裂解途径(160)
2. 单磷酸核酮糖途径(161)

第七章 微生物的代谢调节

第一节 酶活性的调节(163)

一、酶活性的调节方式(163)

1. 酶活性的激活(163)
2. 酶活性的抑制(163)

二、酶活性的调节机制(164)

1. 共价调节酶的调节机制(164)
2. 变构酶的调节机制(166)

第二节 酶合成的调节(酶量的调节)(168)

一、酶合成的诱导(168)

二、酶合成的阻遏(171)

三、酶合成诱导及阻遏的调节机制(171)

1. 操纵子学说概要(171)
2. 酶合成诱导和阻遏的机理(172)

四、分解阻遏(174)

第三节 分支代谢途径的调节(177)

一、分支代谢途径调节的类型(177)

1. 协同反馈抑制(177)
2. 累积反馈抑制(178)
3. 增效反馈抑制(179)
4. 顺序反馈抑制(179)

二、分支代谢途径的调节机制(180)

1. 同工酶调节(180)
2. 多功能酶调节(180)
3. 多价变构酶的调节(181)

第四节 代谢调节的多样性与复杂性(181)

一、酶活性调节与酶量调节的配合(181)

二、激活与抑制的配合(181)

三、自体控制(183)

第五节 能荷调节	(184)
一、能荷的概念	(184)
二、能荷与代谢调节	(184)
三、反馈抑制物与能荷的关系	(185)
四、巴斯德效应是代谢调节的结果	(186)
第六节 次生代谢的调节	(187)
一、初级代谢对次生代谢的调节	(187)
1. 青霉素生物合成的调节(187) 2. 四环素生物合成的调节(188)	
二、次生代谢中的分解阻遏作用	(188)
第七节 代谢调节理论在微生物发酵中的应用	(189)
一、发酵条件的控制	(189)
二、改变细胞膜的通透性	(191)
三、改变微生物的遗传特性	(192)
1. 利用营养缺陷型菌株(192) 2. 选育抗反馈调节的突变株(192)	

第八章 微生物的生长和繁殖

第一节 微生物的个体生长——细胞周期	(194)
一、同步生长	(194)
1. 筛选法(195) 2. 诱导法(196)	
二、细菌细胞的表面生长和横隔形成	(196)
三、DNA 复制和细胞分裂的协调	(198)
第二节 微生物的群体生长	(199)
一、微生物的典型生长曲线	(199)
二、延滞期	(200)
1. 延滞期的确定(200) 2. 延滞期的特性(201)	
三、对数生长期(指数期)	(201)
1. 平均世代时间(202) 2. 微生物的比生长速率常数(202) 3. 影响微生物生长速率的因子(204)	
四、稳定期	(210)
1. 减速生长期和稳定期出现的原因(210) 2. 最高生长量与营养物质浓度的关系(210)	
五、微生物的死亡和残留	(211)
1. 微生物群体死亡的动力学——对数残留定律(211) 2. 应用对数残留定律计算灭菌温时(212)	
第三节 微生物的连续培养	(214)
一、单级连续培养的动力学	(214)
1. 稀释度(214) 2. 连续培养中细菌浓度的变化(215) 3. 连续培养中底物浓度的变化(216)	
4. 稳定状态下的微生物浓度与生长限制底物浓度(216)	
二、连续培养的优点及其应用	(218)

第九章 分化

第一节 营养菌体的分化	(220)
一、节杆菌的球-杆形转变	(220)
二、二型性	(221)
1. 酵母菌的二型性(221) 2. 毛霉的二型性(222)	

第二节 孢子的形成 (222)

一、细菌芽孢的形成 (223)

1. 细菌芽孢的分子结构(223)
2. 芽孢形成的阶段及芽孢形成时的生化变化(225)
3. 蛋白酶在芽孢形成中的作用(226)
4. 腺苷六磷酸(p_sAp_s)合成酶与芽孢形成的关系(228)
5. 芽孢形成过程中核糖体合成能力的变化(228)

二、酵母菌子囊孢子的形成 (229)

1. 酵母菌子囊孢子的形成过程(229)
2. 酵母菌子囊孢子形成的诱导(229)
3. 葡萄糖对酵母菌子囊孢子形成的抑制(230)
4. 酵母细胞的生理菌龄对子囊孢子形成的影响(231)
5. 酵母菌形成子囊孢子时的生化变化(231)

主要参考书目

第一章 微生物细胞的结构与功能

细胞是生物体结构与功能的基本单位。在多细胞生物中,同一分化来源的细胞有机地结合在一起形成组织,不同的组织则担负着不同的生理功能。在单细胞微生物中,也可以看到类似于多细胞生物那样的结构与功能的分化,这就是单细胞生物作为一个独立生活的有机体,它的不同生理功能是由细胞的不同结构部位所担负的。

生物界包括细胞生物和非细胞生物两大类群。非细胞生物主要指病毒和噬菌体。细胞生物根据细胞结构可划分为原核生物和真核生物。两者在细胞结构上有着显著的差别(表1-1)。但是,最根本的差别是真核生物的细胞已分化为细胞核和细胞质两个部分,前者是遗传中心,后者是代谢中心。它表明真核生物已发展到高级阶段。

原核生物和真核生物细胞的模式结构如图1-1、1-2所示。真核生物细胞具有完整的细胞核结构,同时还具有其他一些细胞器,这些细胞器担负着不同的生理功能。而原核生物不仅它的细胞核没有核膜包被,而且还缺少真核细胞所具备的那些细胞器。因此,这两类生物细胞代谢活动的进行方式和部位不同,一些由真核细胞的细胞器担负的生理功能,在原核细胞中由细胞膜的不同部位担负。

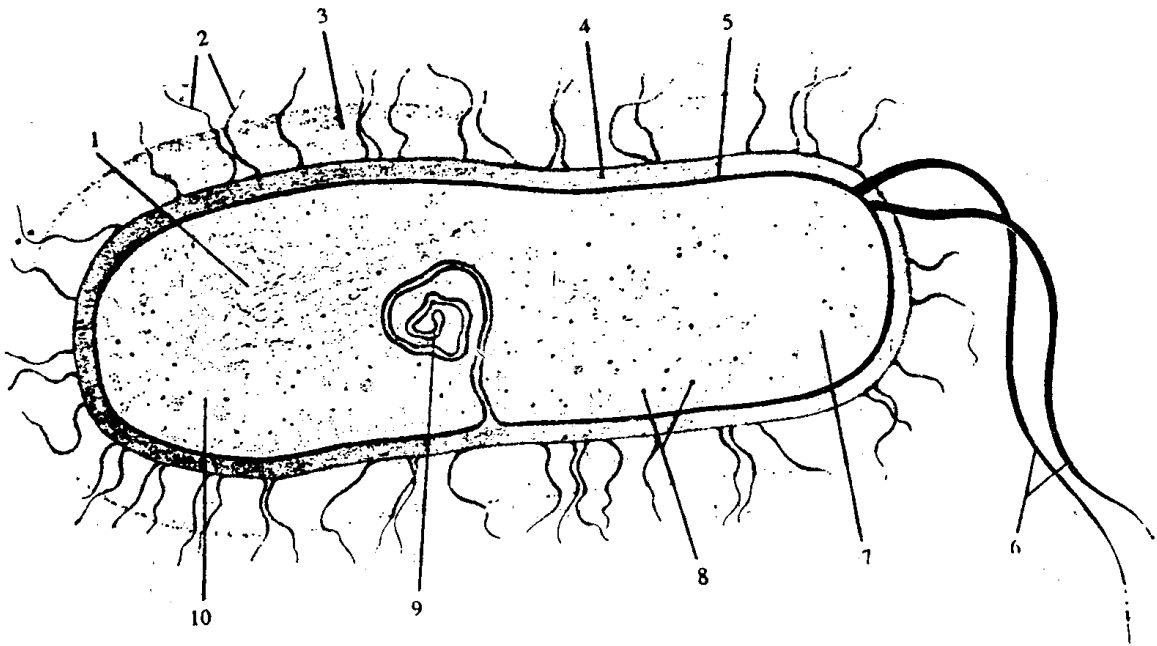


图 1-1 原核生物细胞(细菌细胞)模式图

- | | |
|---------|----------|
| 1. 核区; | 2. 菌毛; |
| 3. 荚膜; | 4. 细胞壁; |
| 5. 细胞膜; | 6. 鞭毛; |
| 7. 内含体; | 8. 核糖体; |
| 9. 间体; | 10. 胞质区。 |

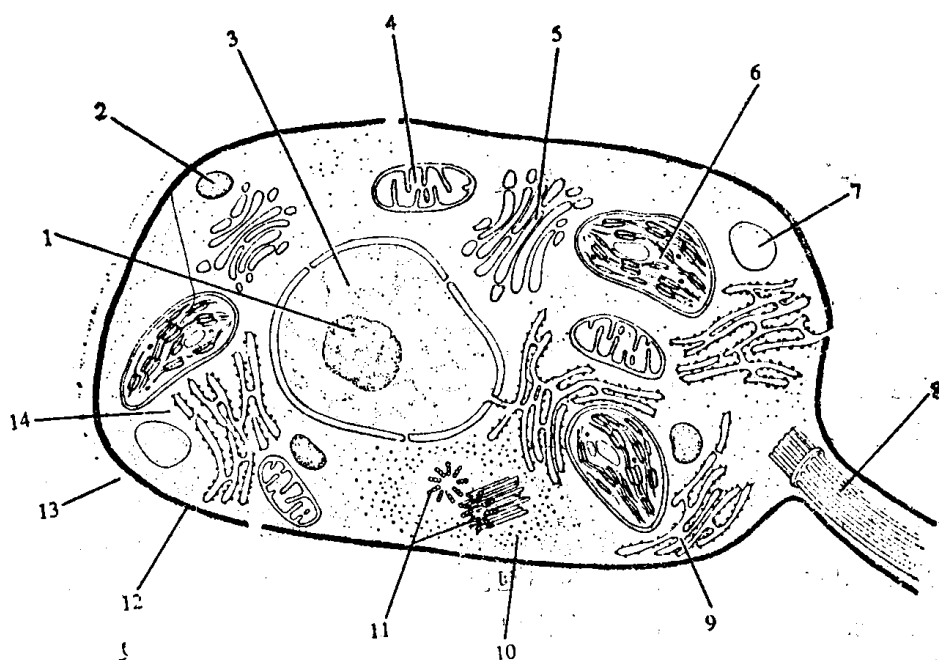


图 1-2 真核微生物细胞模式图

- | | | |
|----------|------------|----------|
| 1. 核仁; | 2. 内含体; | 3. 细胞核; |
| 4. 线粒体; | 5. 高尔基复合体; | 6. 叶绿体; |
| 7. 溶酶体; | 8. 鞭毛; | 9. 内质网; |
| 10. 中心体; | 11. 中心粒; | 12. 细胞膜; |
| 13. 细胞壁; | 14. 细胞质。 | |

表 1-1 各类生物细胞的主要组成成分

高等真核生物	低等真核生物			原核生物
后动物	原动物	藻类	真菌	细菌, 蓝细菌
核	大核	核	核	核
核膜	核膜	核膜	核膜	无核膜
核仁	核仁碎片	—	—	—
线粒体	线粒体	线粒体	线粒体	—
内质网	内质网	内质网	细胞质	细胞质
高尔基体	分散的高尔基体	分散的高尔基体	—	—
内含体, 溶酶体, 过氧化物酶体	特殊的细胞器	叶绿体	内含体	内含体, 间体, 藻胆蛋白体
质膜	质膜	质膜	细胞质膜	细胞质膜
无细胞壁	无细胞壁	细胞壁 (几丁质, 聚糖)	细胞壁 (几丁质, 聚糖)	细胞壁 (肽聚糖)

本章将在细胞整体结构、亚显微结构和分子结构三个水平上讨论微生物细胞的形态结构与功能的关系, 而重点放在讨论原核的微生物细胞。

第一节 微生物细胞的表面结构及其附属物

一、鞭毛和菌毛

鞭毛和菌毛都是细菌表面的附属物,它们虽然在形态和功能上有很大差异,但有着共同的结构特征。它们都起源于细胞膜并通过细胞壁向外延伸,其长度可超过菌体数倍至数十倍。鞭毛和菌毛的细丝分别由鞭毛蛋白和菌毛蛋白亚单位(或称单体)组成。显微镜和X光衍射研究发现,鞭毛蛋白亚单位围绕中空的核心装配成螺旋型结构。不同细菌的鞭毛的直径和形状(包括长度和螺距)差别不大,但不同类型的菌毛直径差别很大。鞭毛和菌毛的差别,反映了鞭毛蛋白和菌毛蛋白在装配特性(如亚单位数目、大小以及螺距等)上有所不同。改变鞭毛蛋白的氨基酸顺序,能够引起鞭毛波长和螺距的改变。图1-3是鞭毛和菌毛的超微结构,从图中可以看到鞭毛细丝和菌毛细丝的螺旋形排列方式。

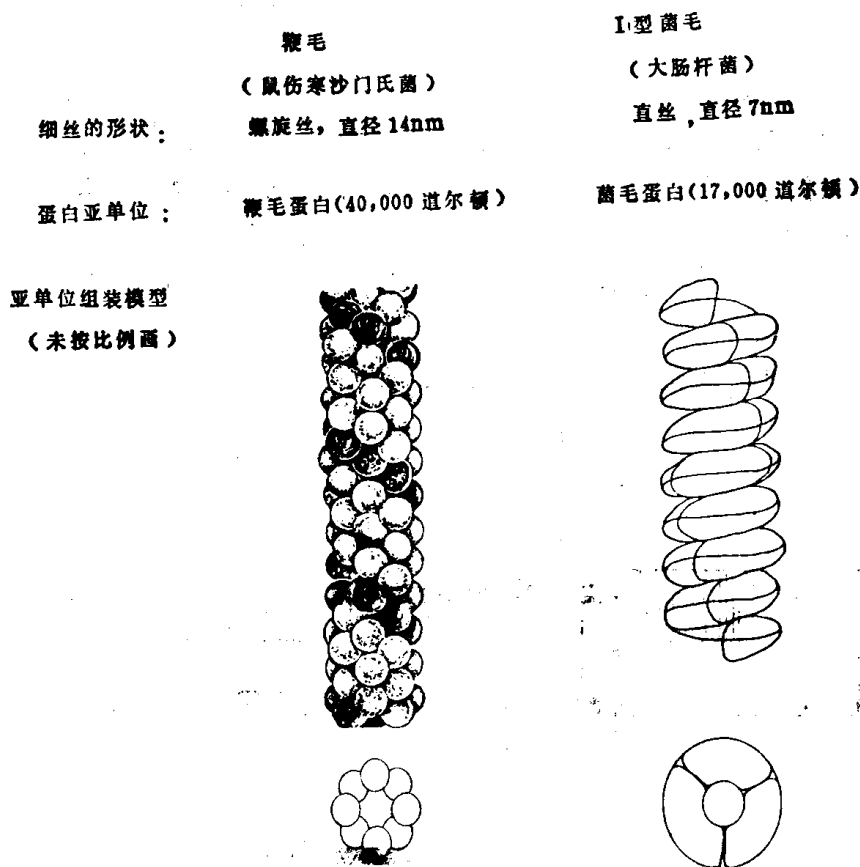


图 1-3 细菌的鞭毛和菌毛的亚单位螺旋形组装方式

1. 鞭毛的基本结构和鞭毛运动的机理

许多细菌具有鞭毛,它们能够在液体中协调、甚至流畅地运动。细菌的鞭毛由伸出菌体的螺旋形细长的鞭毛细丝、埋在菌体内的基体(又称基粒)和连接鞭毛细丝与基体的弯管三部分组成(图1-4)。细菌鞭毛的直径为12至18纳米,长度一般为3至20微米,个别也有长达70微米,因此鞭毛的长度可以超过菌体长度的数十倍。

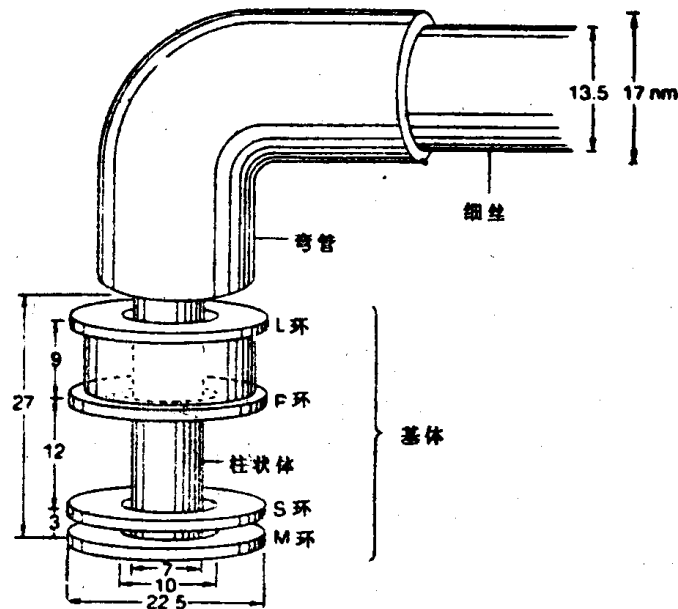


图 1-4 大肠杆菌鞭毛基部图解(根据电镜照片绘制)

革兰氏阴性细菌的鞭毛基体是由一个柱状体以及和这个柱状体相连的四个圆环组成。上面的一对圆环称为 L 环和 P 环，分别位于细胞壁的外层和内层，它们对于柱状体插入细胞壁的内外层中它们起着套管作用。下面的一对圆环称为 S 环和 M 环，M 环埋在细胞膜内或恰好在膜下，S 环在 M 环上面，可能附着在肽聚糖的内表面(图 1-5)。革兰氏阳性细菌的鞭毛只有 S 环和 M 环。这可能是革兰氏阳性细菌具有极厚的细胞壁，所以不需要利用 L 环和 P 环作为套管以支持柱状体。从革兰氏阳性细菌和阴性细菌鞭毛基体上的这种差别可以看出，只有 S 环和 M 环对鞭毛活动是必需的。

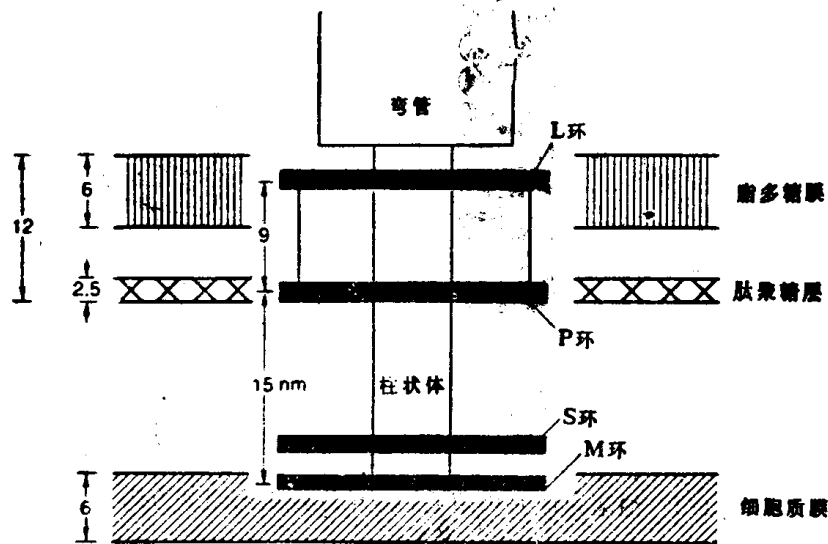


图 1-5 大肠杆菌鞭毛的基部结构和细胞外层结构物之间的局部解剖关系图

从完整的鞭毛结构来看，鞭毛细丝在鞭毛运动中起着螺旋推进器的作用。鞭毛基体相当于发动机，弯管起着连接发动机(柱状体)和鞭毛细丝的作用。当能量供给鞭毛基体后，基

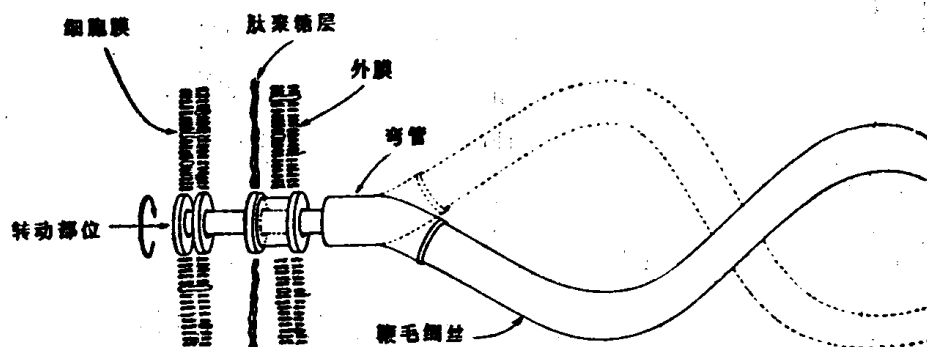
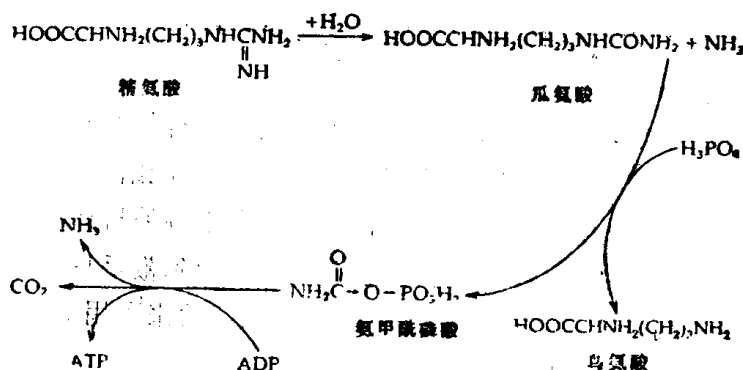


图 1-6 细菌的鞭毛和鞭毛基体的模式图

鞭毛发动机运转的化学基础还不清楚。由于细菌的鞭毛百分之百由蛋白质组成，它不含 ATP 酶，也没有核苷酸，因此鞭毛运动的能量来源是靠细胞内的产能过程。有人认为，鞭毛基体起着能量转换器的作用，也就是说，基体参与了把能量从细胞质或从细胞膜传送到鞭毛的作用。实验也确已证明，细菌可以利用细胞内的产能反应推动鞭毛运动。例如专性好气性运动细菌（例如荧光假单胞菌）在缺氧时，菌体就停止运动。但是，如果提供精氨酸，那么因氧耗尽而停止活动的菌体又会开始运动。这是由于该菌能够使精氨酸非氧化性地转变为鸟氨酸，并伴有合成 ATP；



必须指出的是,上述厌氧性精氨酸分解产能反应所推动的鞭毛运动,要比有氧时的鞭毛运动慢得多。

2. 鞭毛运动与细菌的趋避性

一般情况下,具有鞭毛的细菌在液体培养基中能作随意的连续直线运动及翻滚运动,然而当环境中有某些物质存在时,细菌依靠鞭毛运动,从而趋向或离避这种物质,这种行为称为趋避性。微生物一般对营养物有趋向性,对有毒物质有离避性。细菌就是借助于鞭毛运动而使自己处于有利的微环境中的。最明显而简单的例子是微生物对氧的反应。将一滴细菌培养液置于盖玻片下培养,可以观察到好气性微生物在靠近盖玻片边缘聚集,因为盖玻片边缘氧浓度最大;微好气性微生物在离边缘一定距离的地方聚集;而厌气微生物则通常聚集在盖玻片的中心位置(图 1-7)。

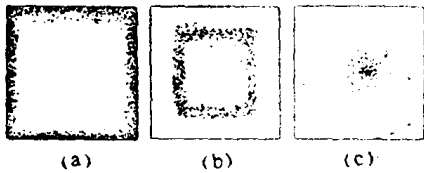


图 1-7 运动细菌的趋氧性

- (a) 好气细菌集中在盖玻片的边缘
- (b) 微好气细菌集中在离盖玻片边缘一定距离的地方
- (c) 专性厌氧细菌在盖玻片中心部位

有人曾深入研究过大肠杆菌对化学物质的趋向性。麦芽糖和乳糖都是双糖，两者都是大肠杆菌 (*E. coli*) 良好的碳源和能源，但大肠杆菌对麦芽糖有趋向性而对乳糖无趋向性。又例如，它对丝氨酸有很强的趋向性，而对丝氨酸的分解代谢物丙酮酸则无趋向性。目前对于这种趋向性差异的机理还不够了解。

光合细菌对光有特殊的趋向性，对光的敏感性极高，它们能够识别光的波长并依靠鞭毛运动而聚集在一定波长的光照区内。例如光合细菌能够自动

聚集在波长 500、590、800、850 和 900 纳米的光照区内。现在已经知道，光合细菌的这种识别能力与它们所含的光合色素(叶绿素和类胡萝卜素)的光吸收谱相一致的。

3. 鞭毛细丝的合成

前面已经提及，鞭毛细丝由鞭毛蛋白亚单位装配而成。在酸性条件下，短小芽孢杆菌 (*Bacillus pumilus*) 的鞭毛细丝能分解成分子量为 30,000 至 40,000 的鞭毛蛋白亚单位。当 pH 缓慢上升时，这些蛋白质的亚单位又重新聚集成直的细丝和波形的鞭毛样结构。直的细丝经重新排列又变成较为稳定的波状鞭毛。

不同细菌的鞭毛蛋白具有共同的化学特性，这就是它们都不含半胱氨酸，有些则完全缺乏色氨酸。另外，芳香族氨基酸、组氨酸和脯氨酸的含量都比较低。有些菌种，如沙门氏菌 (*Salmonella*) 的鞭毛蛋白含有罕见的氨基酸： ϵ -N-甲基赖氨酸和 ϵ -N-二甲基赖氨酸。

完整的鞭毛形成过程是：先形成基体，然后从基体的柱状体一端形成弯管，最后在弯管的一端形成鞭毛细丝。

鞭毛细丝由鞭毛蛋白自我装配而成。这种自我装配需要有“种子”结构(即鞭毛片段)。作为“种子”结构的鞭毛片段具有结构极性。鞭毛蛋白亚单位只能结合到鞭毛片段的一端。电镜观察发现，这种鞭毛片段一端钝圆，一端带有缺口。利用鞭毛抗体标记的鞭毛片段作“种子”结构所进行的实验发现，新加入的鞭毛蛋白亚单位只加到鞭毛片段带有缺口的一端(图 1-8)。那么带缺口的一端是否相当于完整鞭毛的末端呢？后来利用对氟苯丙氨酸所作的实验进一步证明了鞭毛细丝合成时的延伸方向。

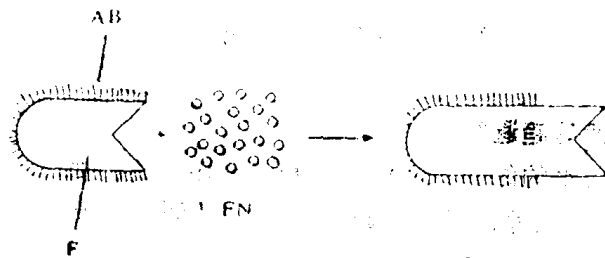


图 1-8 细菌鞭毛在细胞外部单向生长的实验示意图

F 为被鞭毛抗体 (AB) 覆盖的鞭毛片段；FN 为鞭毛蛋白亚单位

已知氨基酸的类似物对氟苯丙氨酸能够引起鼠伤寒沙门氏菌 (*Salmonella typhimurium*) 合成不正常卷曲的鞭毛，其波曲程度要比正常鞭毛为大。当正常细胞在含有这种类似

物的培养基中培养 2 至 3 小时后,可以观察到鞭毛末端部位出现不正常卷曲,而鞭毛基部则保持原来正常的波曲状态。由此可见,鞭毛细丝的合成(延伸)是通过新的鞭毛蛋白亚单位加到鞭毛的末端而实现的。实验还观察到细胞内合成鞭毛的前体物质——鞭毛蛋白亚单位并不分泌到细胞外,而是通过鞭毛细丝的中空管道到达鞭毛末端的结合位点。

4. 菌毛

电镜观察发现许多细菌表面有无数短而直的丝状附着物。这些附着物一般称为菌毛,也有称为纤毛。菌毛主要见于革兰氏阴性的肠杆菌(*Enterobacter*)中,其他细菌如假单胞菌(*Pseudomonas*)、拟杆菌(*Bacteroides*)、奈瑟氏球菌(*Neisseria*)以及革兰氏阳性菌的 A 族链球菌(*Streptococcus group A*)和肾棒杆菌(*Corynebacterium nephridii*)中也有。

与鞭毛相比,菌毛则短、细、硬,而且数目很多,每个细菌约有 150 至 500 根(图 1-9)。菌毛按其直径(4 至 35 纳米,多数为 5 至 10 纳米)、长度(约 3 微米)、形态、数目、分布、吸附特性、菌膜形成以及抗原性等至少可以分为 I—V 型,再加性菌毛共 6 种类型。菌毛与菌体运动无关,但能帮助细菌吸附在固体表面以及使菌体之间粘成菌膜。

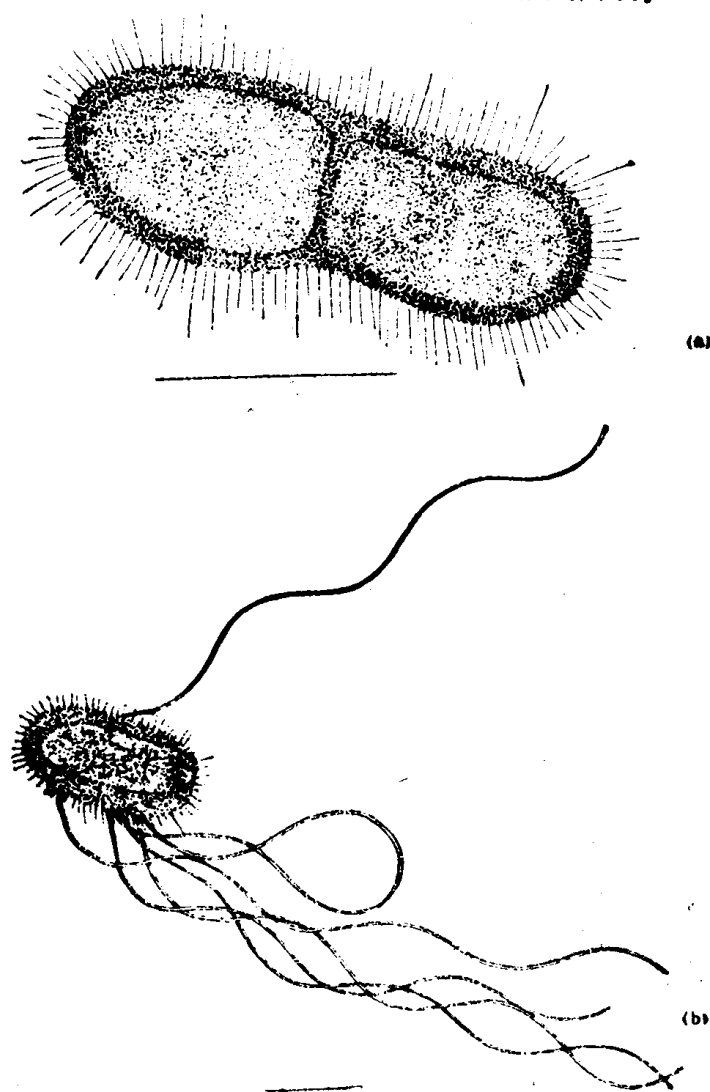


图 1-9 奇异变形菌(*Proteus mirabilis*)的菌毛和鞭毛
(a) 带有许多菌毛的菌体。 (b) 带有鞭毛和菌毛的菌体。
比例尺为 1 微米