

生物学研究概说

活细胞的运动

〔意〕 P. 卡普奇内利 著

Q25
LLM

108633

科学出版社

·生物学研究概说·

活细胞的运动

〔意〕P. 卡普奇内利 著

李 利 民 译

章 静 波 校

科 学 出 版 社

1987

内 容 简 介

本书为《生物学研究概说》丛书之一。全书共分四章，着重讨论了活细胞（原核生物及真核细胞）的运动系统的结构、运动方式及分子生物学基础。尤其对微丝和微管的分子组成，如何产生运动，以及鞭毛、纤毛和阿米巴样运动的型式、机制与调控等作了较详细的阐述。可供细胞生物学、生物化学、分子生物学及微生物学科研工作者和大专院校有关专业的师生参考。

P. Cappuccinelli
Outline Studies in Biology
MOTILITY OF LIVING CELLS
Chapman and Hall, 1980

• 生物学研究概说 •

活细胞的运动

【意】P. 卡普奇内利 著

李 利 民 译

章 静 波 校

责任编辑 姜梦兰

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1987年 7 月 第 一 版 开本：787×1092 1/32

1987年 7 月 第一次印刷 印张：8 1/4

印数：0,001—3,300 字数：71,000

统一书号：13031·3587

本社书号：5358·13-10

定价：0 82 元

目 录

第一章 引言	1
推荐进一步阅读的书籍	2
第二章 原核生物的运动	4
2.1 参与运动的成分	5
2.2 细菌鞭毛的分子结构	9
2.3 细菌鞭毛合成和组装的调节	11
2.4 细菌鞭毛的功能	14
2.5 细菌运动的型式	16
2.6 细菌运动的调节	18
推荐进一步阅读的书籍	23
第三章 真核细胞的运动系统	24
3.1 微管	25
3.2 微管结构的分子组成	33
3.3 微管的聚合及其调控	39
3.4 微管如何产生运动	45
3.5 中间丝	48
3.6 微丝	49
3.7 微丝的分子成分	52
3.8 微丝的聚合及其调控	58
3.9 微丝如何产生运动	61
3.10 微丝中的滑动调控	62
3.11 微管、微丝和细胞膜	65
推荐进一步阅读的书籍	69
第四章 真核细胞的运动	71
4.1 纤毛和鞭毛的运动	72

4.2 阿米巴样运动	81
推荐进一步阅读的 书 刊	90
参考文献	92

第一章 引 言

科学家们经过几个世纪的敏锐观察，发现生命在许多方面看来是连续不断的运动。天地万物，从宏观的宇宙到微观的原子都呈现一定的运动形式。对于地球上的生物世界来说，运动也是其基本特征之一。

其实，早在列文胡克 (Leeuwenhoek) 的第一台简单显微镜问世时 (十七世纪)，运动就是生命的同义词。胡克利用他的简陋显微镜首先观察到了在水滴中游动的微生物，他称它们是微小动物 (animalcule)，于是他宣布：它们“似乎是活的。”

我们现在知道，这种形式的运动虽然是许多生活有机体极其重要的一方面，但不是生命存在的先决条件。

为进一步了解运动在生物界中的普遍重要性，本书将着重于阐述细胞水平的运动。细胞水平的运动可以是如下形式中的任何一种：细胞内诸成分的运动或者整个细胞的运动（也叫细胞移动 cell locomotion）。由于原核生物的细胞内转运比真核细胞要简单得多，因此原核细胞的运动大多限于整个细胞运动形式。真核细胞内具有复杂的胞质细胞器系统，并需有效地调控其膜行为，因而也就必须具备比较复杂的细胞内运动网。在进化过程中，这些高等细胞也发展了能使整个细胞运动的有效系统。事实上，细胞运动对于各个细胞能对其周围环境产生反应和使多细胞生物体内细胞间相互作用来说都是必需的。尽管在两种细胞运动形式之间存在着一定的差异，但它们的分子机制基本相同。

所有细胞运动的显著特征之一是其运动的方向性。因为细胞能感受周围环境的变化，并能通过调节其运动方向来产生相应的反应。细胞对周围环境产生主动反应的能力不仅使它在获得营养方面占有优势，而且使细胞间群体关系的形成有了可能。

虽然细胞运动是科学研究中最古老的领域之一，特别是近几年来，由于遗传学和生化技术的改进，有关细胞运动分子机制的知识不断增加，但对许多分子机制的精确性质仍存在着争论，特别是细胞运动的控制方面。但我们确信，随着对这一领域的深入研究，许多疑难问题都会在不远的将来得到解决。

在下一章里，我们将讨论原核生物的运动，特别是细菌的依赖鞭毛的运动，至于许多简单生物的有趣运动，如粘菌（myxobacteria）的滑移和钩端螺旋体运动（leptospiral motility），则不是本书所讨论的内容。在以后各章还将讨论真核生物的运动系统，并着重反映有关细胞运动分子机制的最新成果。

我们不可能在这本小册子里对每一专题都作详细的讨论，但读者可在每章后面找到参考资料，从中可对细胞运动有更全面的了解。

推荐进一步阅读的书刊

Dobel, C. (1932), Antony van Leeuwenhoek and his 'Little Animals', Constable, London Reprinted in paperback by Dover, New York (1960).

A collection of A. van Leeuwenhoek's letters to the Royal Society of London, in which he describes, in a charming style, the observations made with his microscope.

Interesting reviews on the different types of cell movement and the various ways it is generated may be found in,

Aspects of Cell Motility(1968), *Symp. Soc. Exp. Biol.*, XXII, Cambridge University Press, Cambridge.

Molecules and cell movement(1975) (ed. S. Inoue and R. F. Stephens) • Raven Press, New York.

第二章 原核生物的运动

很早以前，科学家们就对象细菌这样的简单有机体的运动产生了极大兴趣，细菌的确是研究细胞运动及与之有关的一些问题的吸引人的系统。这不仅在于细菌的细胞结构相对简单（与其它类型的细胞如真核细胞相比）、对其生化过程已深入研究，而且还由于它们具有快速和大量繁殖的能力，这就为用遗传学技术来研究许多生物学问题提供了一个理想的系统。

生物化学和遗传学技术的结合，对于研究分子水平的运动和与运动有关的结构都证明是卓有成效的。迄今所得到的结果也令人鼓舞。

细菌不象许多真核细胞那样具有不同类型的运动形式。细菌的运动始终依靠其表面的一种被称为鞭毛的结构。这种鞭毛能象螺旋桨一样地旋转，并以此使细胞运动。

大多数的细菌鞭毛附着于细胞的一端，其余的鞭毛散在分布。但在某些细菌（如螺旋体），则其整个鞭毛都藉外膜附于菌体。在这两种类型里细胞运动都由鞭毛旋转运动而产生。

细菌能调控这种运动，它们能感受并记录与其接触物质的浓度，并能产生相应的反应。它们这种记录信息的能力可认为是记忆系统的一种原始模型。

虽然细胞运动不是细胞生存的必要条件，并且非游动菌株也能生长和繁殖，但运动普遍存在于细菌，特别是那些自由生存的细菌。在一些特殊情况下，运动对细菌极为有利，

如使它们逃离有毒环境和寻找食源。

下面我们将从形态学和生物化学观点来说明细菌鞭毛的特性。还将讨论鞭毛结构合成的遗传控制以及化学趋化系统如何起作用并左右细菌运动的方向。

2.1 参与运动的成分

细菌鞭毛是从细菌细胞伸出的细长附肢，它们可以单根或成束地从细胞的一极或两极伸出，也可覆盖整个菌体的外表面，使细菌呈一毛丛样外观（图2.1）。细菌鞭毛的分布型式在遗传上是比较稳定的特征，因而用它可将细菌分为两类：真细菌目（Eubacteriales），其鞭毛随机分布，假单胞菌目（Pseudomonadales），其鞭毛只分布于菌体的一极。

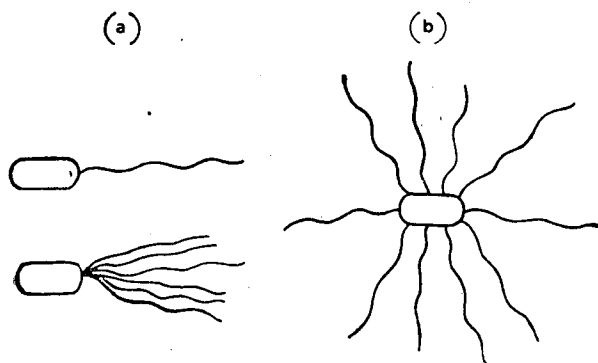


图2.1 细菌鞭毛的分布 (a) 从细胞一极发出单根鞭毛的单毛菌（上），或从一极发出成束鞭毛的细菌（下）； (b) 鞭毛布满整个菌体表面的周毛菌。

由于鞭毛窄细(直径120—250nm),很难用标准的显微镜方法观察到。然而,若用适当的技术,仍可对它们进行研究。例如,鞭毛可用含有沉淀剂(如鞣酸)的溶液来染色。这种沉淀剂在鞭毛外周形成沉淀物,使其增宽,从而可用一般的显微镜来观察。利用暗视野显微镜则这些鞭毛更形清晰,在黑色的背景上呈现为明亮的清晰线状。在这些条件下,它们看起来如细丝。正常情况下它们比其来源的细胞还长一些。常用于早期研究细菌运动的一种红菌——奥氏着色菌(*Chromommatium okenii*)的菌体较大(9—15 μ m),其鞭毛常成束地从菌体的一极伸出,每束约由40根25 μ m长的鞭毛组成。在我们所熟知的肠道菌大肠杆菌(*E. coli*)也常见到6根比其菌体长2—3倍的鞭毛。

显微镜下所观察到的另一重要形态学特征是鞭毛的形状。它们呈波浪形或螺旋状外观,是所有细菌菌株的特征,并以不规则的角度由菌体伸出,无固定的型式。

通过电子显微镜观察能使我们获得有关鞭毛形态学的更确切定义。De Pamphilis^[35,36]和Adler^[38]对大肠杆菌和枯草杆菌(*B. subtilis*)的经典研究不仅阐明了鞭毛的精细超微结构,也为我们理解细菌运动机理提供了形态学基础。他们找到了一种可以获得大量完整鞭毛的方法,即用酶消化细菌的细胞壁,用去污剂溶解细胞膜,然后在氯化铯(CsCl)中以差速和梯度离心除去细胞碎片。因此,用上述方法将细菌外膜分离后就能获得完整的鞭毛,其中包括连接鞭毛和细菌的结构。在电镜下对这些物质的研究进一步阐明了鞭毛的结构。一般可将鞭毛分为三个亚结构:细丝(filament)、钩(hook)、基体(basal body)。细丝和钩位于细胞外膜之外,而基体则位于外膜内。正常大肠杆菌的细丝为螺旋波浪状,长约2.3 μ m,直径约为20nm,但其突

株则具有显著不同的形态特征(图2.2),如直线突变株完全缺乏螺旋形状,而曲线突变株则以 $1.1\mu\text{m}$ 的紧密螺旋波为其恒定特征^[72]。已观察到在细菌正常运动

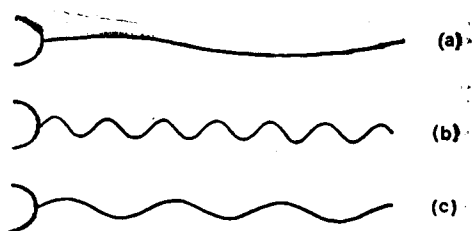


图2.2 鞭毛起伏的类型: (a) 直线突变型, (b) 曲线突变型, (c) 正常鞭毛

时,鞭毛也发生由正常超螺旋形式($2.3\mu\text{m}$)向曲线形式($1.1\mu\text{m}$)的转变,这种转变在细菌的游泳行为中起精确作用,这一点将在后面作进一步解释。

钩位于细丝基部,通常形成一定角度或者呈曲线形。其直径稍比细丝粗,长约 900nm 。虽然对钩的功能还不完全了解,但它很可能起着“万能关节”(universal joint)的作用,使得运动能更有效地由基体传至细丝,并在各种环境变化时起着稳定细丝结构的作用。从钩的近侧端伸出一杆状结构,穿透细菌外膜与基部结构相连。

基体是一复杂结构,它不仅起着将鞭毛连接于菌体的作用,还是鞭毛运动的启动者。在革兰氏染色阴性菌(即细胞壁内层为粘肽,外层为脂多糖膜的细菌),基体的超微结构(图2.3)显示其具有四个直径几乎一样的环状结构。最内层环或M(膜)环与质膜相连,是鞭毛杆部的起始部位。S(上膜)环正好位于质膜之上,因此不与任何细胞结构相连。另外两个环,P环(粘肽)和L环(脂多糖),则分别镶嵌于相应的细胞壁层,为穿透细胞壁的杆状结构提供固定装置。革兰氏阳性菌(如枯草杆菌)的基体结构与上述革兰氏阴性菌基本相似,但较为简单。它们只有一对位于杆菌结构

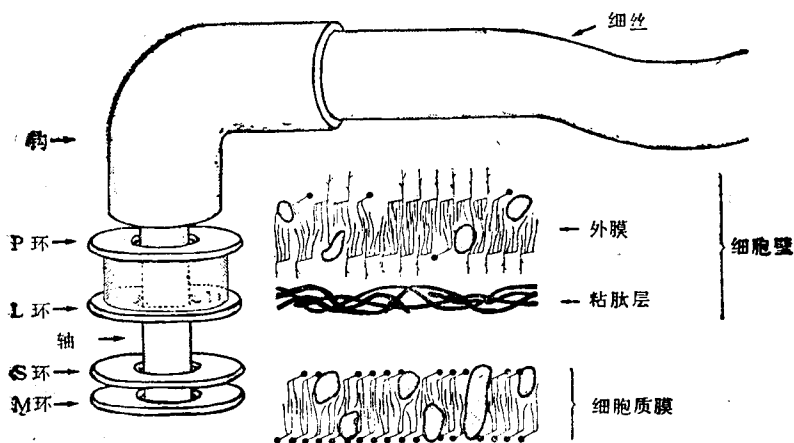


图2.3 革兰氏阴性菌（大肠杆菌）鞭毛基体的模式图，显示它与细胞外膜结构的关系。（引自De Pamphilis and Adler^[35,36]）

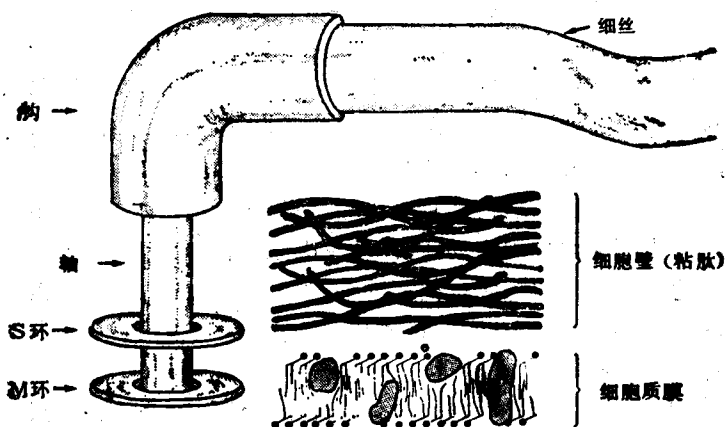


图2.4 革兰氏阳性菌（枯草杆菌）鞭毛基体的模式图，说明细胞膜和细胞壁的关系。

基部的环，这一对环与大肠杆菌的S和M环相类似，因此也就用同样的字母来命名（图2.4）。枯草杆菌的M环位于质

膜中，S环则与粘肽层内侧部连接，在这里S环可能与磷壁酸质（革兰氏阳性菌单层细胞壁的成分）相接触。在杆状结构与细胞壁之间无其它连接环。

因此，对鞭毛超微结构的研究阐明了革兰氏阳性和阴性菌的共同基本结构，而S环和M环的存在表明它们其中之一或两者都与产生细胞运动有关。最近的研究结果使我们对鞭毛结构与运动的关系有了更进一步的了解，并且表明，M环就是产生细胞运动的成分。

2.2 细菌鞭毛的分子结构

完整鞭毛的分离技术不仅为形态学研究而且为对其组分的化学分析提供了有效的手段，化学分析是了解各种细胞器结构的复杂性、功能和调节所必需的。

从化学观点看，鞭毛是由许多相同的蛋白质亚单位组成，这种蛋白质被命名为鞭毛蛋白（flagellin），在较低的pH浓度下或者升温到60℃时就可很容易地从完整鞭毛的钩和基体分离到这种蛋白质^[3]，这些鞭毛蛋白质亚单位能在体外组装成与体内极为相似的鞭毛，每一细菌株都有其特定化学结构的鞭毛蛋白。因此一种细菌株的抗体就不会与另一菌株的鞭毛起反应，这样就可利用鞭毛的抗原性对细菌分类。为阐明鞭毛的形态和蛋白质分子结构与抗原性的关系，对少数几种细菌鞭毛蛋白质的氨基酸序列进行了测定^[31,76]，但至今这方面的工作还不足以阐明这一问题。正如所预料的，不同细菌具有不同分子量的鞭毛蛋白亚单位，如在大肠杆菌为54000，在其它一些细菌则为40000。用电镜观察到的光折射表明鞭毛是一中空圆柱，其壁（在横切面上）似乎是由11行纵向排列的鞭毛蛋白亚单位组成^[78]，每一亚单位与其行

轴成一定角度，使得鞭毛具有螺旋样结构，这种角度可根据各种类型的螺旋结构而改变。

早期对鞭毛的钩和基体的生化分析方法很复杂，因为这些结构只占完整鞭毛结构成分的2%，这就很难得到足量的材料以供分析。然而，从大肠杆菌和沙门氏菌中发现两种细菌突变株解决了这一困难。一种能产生完整的基部结构却无细丝^[78]，另一种是能产生大量异常的钩蛋白质并形成多钩

表2.1 大肠杆菌的鞭毛蛋白质

成分(分子量)	部位	基因
54000(鞭毛蛋白)	细丝	hag
42000	钩	fla区 I
60000	基体	fla区 I
39000	基体	fla区 I
31000	基体	fla区 I
27000	基体	fla区 I
20000	基体	未确定
18000	基体	未确定
13000	基体	未确定
11000	基体	未确定
9000	基体	未确定

结构。在第一种情况里，仅用去污剂溶解就能从膜分离得到基体。在第二种情况里，多钩结构很易由细胞分离提纯，将分离到的多钩结构在有十二烷基硫酸钠〔SDS (sodium dodecyl sulphate)〕的聚丙烯酰胺凝胶上电泳，可被分离成不同的多肽片段，然后再分别测定，测定结果表明钩是由

一种多肽亚单位组成，在大肠杆菌和沙门氏杆菌其分子量为42000，在枯草杆菌为30000。

正如从超微结构所预测的，基部结构在化学方面更为复杂。在大肠杆菌基部至少具有分子量从9000到60000的9种不同的多肽，还可能有3种很不稳定的结合成分在提纯过程中被丢失^[65]。虽然对革兰氏阳性细菌尚未进行广泛的研究，但其基部结构可能相对简单些（表2.1）。

2.3 细菌鞭毛合成和组装的调节

细菌鞭毛的结构和组装在遗传上是受多组基因控制的。这些基因已经确定和研究，特别是在大肠杆菌^[65,135]和沙门氏杆菌^[71]。其它一些基因则与鞭毛活动的调节和在对理化刺激产生反应过程中的运动方向有关。

在下一节里我们将讨论鞭毛结构是如何受遗传控制，以及鞭毛成分的合成和组装的调节机理。虽然对这一过程的研究还未趋完善，但已有了一些好的例子，它们将有助于对这些问题的了解。

2.3.1 大肠杆菌的鞭毛基因

在大肠杆菌（其它生物体也一样），根据功能不同可将与鞭毛运动有关的基因分为三组。第一组包括fla和hag基因，这组基因的终产物与鞭毛结构有关，缺少一个或多个fla基因的细菌（fla⁻突变株）就不能组装成完好的鞭毛。第二组是由与鞭毛旋转运动有关的许多mot基因组成。mot⁻的细胞虽具结构完整的细丝，但不能运动。第三组是由许多che基因组成。它们的功能与细胞对刺激产生趋化反应的运动方向有关。che⁻的细胞不能产生趋化反应，也不能产生

定向运动。所有这些基因（约30个）都被确切地定位在大肠杆菌的染色体上，现已确定了大部分的基因产物（图2.5）。

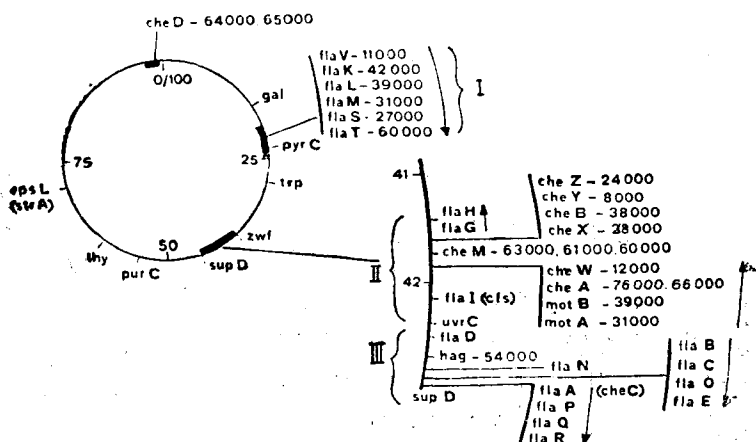


图2.5 大肠杆菌的基因定位，即控制鞭毛活动的基因分布。

I区由*gal*到*trp*的基因组成（从*flaV*K到*flaT*），*flaH*与*uvrC*之间的基因为II区，其余的基因在第III区。旁边所列的为每一套基因产物的分子量。箭头显示转录的基座和转录作用的意义。

尽管在这一节里我们着重讨论的是*fla*基因和*hag*基因的功能性结构，但对三组鞭毛基因的基因定位和产物鉴定过程也将作一般的讨论。*mot*基因和*che*基因产物的功能将在有关细菌鞭毛功能和细胞运动调节等章节中进行讨论。

虽然用标准的遗传分析技术就可将许多基因定位于细菌染色体上，而鉴定基因产物则需运用更复杂的基因克隆法。如将大肠杆菌基因组中的鞭毛基因片段插入λ噬菌体或产大肠杆菌素因子（colicinogenic factor），再将其引入只能表达获得基因的细胞中，这样就可双相的凝胶电泳上比较由引入细胞的鞭毛基因指导下合成的多肽和存在于纯化鞭毛结