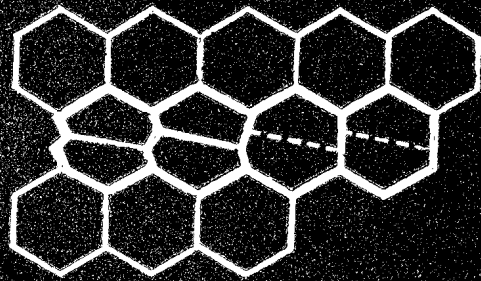


# CELL BIOLOGY



细胞生物学

江苏科学技术出版社

细胞生物学丛书  
**细胞的运输与细胞的能源**  
尤复翰 陆佩洪 主编

---

出版：江苏科学技术出版社  
发行：江苏省新华书店  
印刷：泰兴印刷厂

---

开本 787×1092 毫米 1/16 印张 10.5 插页 2 字数 510,000  
1982年6月第1版 1982年6月第1次印刷  
印数 1—6,500册

---

书号：13196·097 定价：2.70元

责任编辑 张湘君

## 前 言

当代生物科学已经获得了巨大的进展。在性质上由经典的以单纯描述现象为主的形态性学科提高为以现代化手段从事模拟与分析为主的功能性学科；其研究领域亦有了重要的延伸，纵深方面已达到了分子和电子的水平，并且正面临着新的突破。由于自然科学其它部门与生物科学的合作，出现了分子生物学、量子生物学、宇宙生物学、生物环境保护学、生物控制论与信息论、生物能力学、生物系统及生物工程学等新学科。“细胞生物学”与传统的“细胞学”有着根本的区别，她代表了现代生物科学向微观世界发展的分支。因为生命的物质基础虽然是象蛋白质与核酸那样的生物大分子，但任何分子本身决不能表现完整的生命活动，只有当它们处于“细胞”这样的特定系统中，才能真正出现典型的生命现象。细胞又是一切宏观生命现象的结构、机能与发展的最小基本单位。所以，细胞生物学是一门承上启下的学科，是用新观点和新方法研究生命活动的部门，是衔接宏观生物界与微观生物界研究的关键，她有责任找出从无生命物质到生命、从细胞到生物体之间活动规律的内在联系，并用以解决许多农业、医学、工业中的实践问题。

为了给大学生以现代生物学的启蒙，提供生物学的新知识，我国部颁综合性大学生物学系的教学计划中，将细胞生物学列为继生物化学之后开设的第一门公共必修生物学课程。

本课程虽然已有统编教材，但鉴于细胞生物学发展很快，积累资料十分丰富，学科的范围和内容均未定型，我们认为有必要编写这套《细胞生物学丛书》。它基本上是一组高等学校的教学参考书，供有关专业教师的备课与参考；并推荐作为大学高年级学生和研究生提高课、选修课和专业课的教材；它适合于分子生物学、生物化学、生物物理学、生物能学、生物力学、生理学、理论免疫学、生物信息论、生物控制论、生物无机化学、酶学、生物膜学、生物工程学、生物系统学、仿生学、遗传学、生物进化论、细胞动力学、组织学、胚胎学、微生物学、化学生物分类学等课程的需要。也可作为中学教师和农业、医学实际工作者进修生物学基础理论知识的读物；凡是愿意涉猎生物学领域，有志于从事仿生学与生物工程学的数学、物理学与化学以及工程技术工作者们，在本丛书中也可能会发现他们感到兴趣的东西，并找到与生物学工作者之间的共同语言和合作项目。

为了理论联系实际，根据当代技术科学基本分成材料科学、能源科学与信息科学等三大系统，本丛书亦从材料（结构）、能源与信息等三个方面来说明微观生物界的现象和机理，以适应仿生学、生物工程学、生物系统学的需要。

鉴于生物学界擅长形象思维而不惯于运用抽象思维的特点，本丛书尽量采取直观的叙述形式，尝试着从头说起，并且一讲到底，即所谓从A B C到X Y Z，把专门名词和术语的由来，问题的来龙去脉，直至最新的进展，存在的疑难问题和争论，都予以系统的阐明。

本丛书分成五册陆续出版：《细胞的结构与细胞的代谢》、《细胞的运输与细胞的能源》、《细胞的通讯与细胞的防御》、《细胞的遗传》、《细胞的发育》。

本丛书资料来源，绝大多数直接采用1975~1981年间出版的各种外文书籍和杂志，其中包括有关方面的现期期刊、各种年鉴，以及各种专著、丛书、手册和高级教科书等。

由于本丛书的内容遍及生物学各个领域，因此，我们组织了动物生理学、植物生理学、组织胚胎学、遗传学、生物化学等有关方面的教师共同编写，以保证科学质量。

尽管我们作了努力，但是限于时间的仓促，更限于我们的水平，本丛书仍然存在不少问题，读者也一定会发现书中的缺点和错误，我们诚恳地欢迎你们提出意见、建议和批评，作为我们修改时的依据。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

编者

1981.4

# 目 录

<b>第一部分 细胞的运输</b>	
<b>第一章 膜外物质和结构</b> .....	1
<b>第一节 细菌的膜外物质和结构</b> .....	3
1.1 细菌细胞壁的化学成分 .....	3
1.2 壁外多糖 .....	18
1.3 芽孢的膜外结构 .....	22
<b>第二节 植物细胞的膜外物质和结构</b> .....	23
2.1 真菌 .....	23
2.2 藻类 .....	25
2.3 高等绿色植物 .....	26
<b>第三节 动物细胞的膜外物质和结构</b> .....	37
3.1 甲壳层 .....	37
3.2 动物细胞间质 .....	41
<b>第四节 生物界细胞加固方法的进化</b> .....	49
<b>第二章 细胞膜和细胞的物质运输</b> .....	51
<b>第一节 细胞膜</b> .....	51
1.1 膜脂质 .....	51
1.2 膜蛋白质 .....	62
1.3 膜糖质 .....	67
<b>第二节 细胞的物质运输</b> .....	68
2.1 物质流的形式与动力 .....	68
2.2 细胞的被动运输 .....	69
2.3 细胞的主动运输 .....	79
2.4 细胞的膜动运输 .....	88
<b>第三章 细胞内和细胞间的物质运输</b> .....	92
<b>第一节 细胞内部物质运输</b> .....	92
1.1 细胞颗粒极性运输 .....	93
1.2 胞内经膜及腔内运输 .....	93
1.3 线粒体 .....	94

1.4 叶绿体 .....	98
1.5 细胞核 .....	99
<b>第二节 高等植物细胞间的物质运输</b> .....	100
2.1 共质体与离质体运输 .....	101
2.2 有机物质的运输 .....	103
<b>第三节 高等动物细胞间的物质运输</b> .....	106
3.1 体液及体液循环 .....	106
3.2 细胞性膜的构造 .....	107
3.3 运输原理 .....	109
3.4 上皮细胞的极性运输 .....	112
3.5 输送体分子 .....	114
3.6 脂肪的消化、吸收和运输 .....	117

## 第二部分 细胞的能源

<b>第四章 细胞的呼吸作用</b> .....	121
<b>第一节 生物热力学</b> .....	121
1.1 能量的形式与转化 .....	121
1.2 原子和分子中电子的能量水平 .....	124
1.3 氧化-还原与能量变化 .....	126
1.4 其它化学反应的能量变化 .....	130
1.5 高能化合物 .....	131
<b>第二节 细胞呼吸作用的机构和组成</b> .....	136
2.1 线粒体的结构 .....	136
2.2 氧化-还原酶类 .....	138
2.3 呼吸传递体 .....	144
2.4 呼吸作用的电子传递链 .....	151
<b>第三节 呼吸作用的能量转化机制</b> .....	154
3.1 电子动力 .....	154
3.2 偶联部位 .....	158
3.3 质子动力 .....	159
3.4 ATP酶 .....	161

第四节 呼吸作用的形式	164	5.5 光合细菌的碳同化	229
4.1 底物	164	第六节 光合放氢	231
4.2 生物氧化途径	178	6.1 光合放氢类型	232
第五节 呼吸作用的进化	181	6.2 光合放氢机理	232
5.1 地球大气氧浓度的演变和呼吸类型的进化	181	第六章 能量的利用	234
5.2 无氧呼吸作用	182	第一节 生物固氮作用	234
5.3 有氧呼吸的出现	187	1.1 固氮生物	235
第五章 光合作用	194	1.2 固氮细胞学	237
第一节 光合细胞器和光合色素	195	1.3 固氮的生物无机化学	239
1.1 叶绿体	196	1.4 固氮的生物化学	242
1.2 叶绿体色素	199	1.5 固氮作用的进化	255
第二节 原初反应——光能的吸收、传递和转换	202	第二节 生物合成与细胞生长	257
2.1 光能的吸收	202	2.1 生物合成的特点	257
2.2 叶绿素的激发	203	2.2 加成和连接	258
2.3 能量的传递和转换	204	2.3 单体的合成	259
第三节 光合电子传递和放氧	208	2.4 聚合	260
3.1 光系统	208	2.5 细胞的组合	261
3.2 光合电子传递链	209	2.6 生长的效率	264
3.3 氧的释放	211	第三节 细胞的运动	268
第四节 光合磷酸化	213	3.1 细胞运动的进化	269
4.1 光合磷酸化类型	213	3.2 原核细胞的运动	271
4.2 光合磷酸化的机制	215	3.3 真核细胞的运动	277
第五节 二氧化碳的同化	218	3.4 肌肉细胞	280
5.1 C <sub>3</sub> 途径(卡尔文循环)	218	3.5 肌肉的进化	299
5.2 C <sub>4</sub> 途径(赫奇—斯勒克途径)	223	第四节 生物发光、发电、发热	309
5.3 CAM途径(景天科植物的酸代谢)	225	4.1 生物发光	309
5.4 光呼吸	226	4.2 生物发电	313
		4.3 生物发热	313
		参考资料	316
		中英名词对照	318

# 第一章 膜外物质和结构

细胞膜以内是有生命的结构部分，细胞膜以外是无生命的物质成分。膜外物质和结构是各种物质出入细胞的必经门户；由于它们往往具有一定的粘度、不同的吸附能力或大小不等的孔隙，能够对通过的物质起机械的、物理的和化学的屏障作用，好比是一个分子筛，使得某些物质容易通过它而出入细胞，而将另一些物质阻留在细胞之外，从而成为细胞被动控制膜内外物质运动的一种补充形式。胞间物质和结构又常常成为细胞与细胞之间物质交流的通道和媒介，如植物的输导系统和动物的体液循环系统。因此运输问题首先要从膜外物质和结构讲起。

膜外物质有的有超微结构，有的仅有分子结构；它们分别以固态（结晶或凝胶）和液态（流体或溶胶）两种形式存在。前者如各种生物的细胞壁、结缔组织内的纤维和无机盐沉淀等，后者如结缔组织的基质、各种组织液和粘液等。

此外，膜外物质和结构又有如下作用：防止外界因子损伤细胞的保护作用，例如细胞壁能减轻或避免机械应力改变而引起对细胞的剪切挤压、渗透压改变引起细胞的膨胀和皱缩以及干旱引起细胞的失水等；保持细胞一定的形状和相对位置的固定作用，如细胞壁和内、外骨骼等；连接细胞集体的组织作用，如结缔组织内的纤维、层状组织的基底膜及细胞间的中胶层等；维持细胞生活微环境稳定性的缓冲作用，如各种组织液和粘液，能保证 pH、离子的浓度和比例不发生剧烈的变化等。

膜外物质和结构在生物界有各种形式，例如原生动物中的变形虫很多是细胞膜裸露，但膜外也常有一层蛋白质分子组成的表膜；有的种类则有特殊的外壳，沙壳虫的外壳由胶质粘合砂粒组成，有孔虫类分泌碳酸钙以及放射虫类分泌硅酸盐而组成外壳。藻类中如硅藻及腰鞭毛藻类亦有主要由硅或钙的无机盐组成的外壳或外鞘。后生动物的细胞膜表面常有一层多糖形成的糖被。低等动物的体表细胞外大多都有多糖、蛋白质和无机盐组成的甲壳层。细菌中的海生（嗜盐）种类常为裸露细胞，但亦有蛋白质或脂类的表膜，或者有糖被。大多数细菌有细胞壁；有些细胞有一层脂性外膜，它与内膜（即细胞膜）以及内、外膜间物质一起称为套膜；有些细菌在细胞壁外还有一层多糖组成的荚膜，如果这种多糖物质不和细胞壁直接相连而游离在细胞周围，则称为粘液。高等植物的膜外结构基本上是细胞壁，薄壁细胞只有初生壁，细胞与细胞之间有中胶层，厚壁细胞则还有次生壁，体表细胞常有角质层；在花粉或孢子外壁常有孢粉质层。（图 1-1）

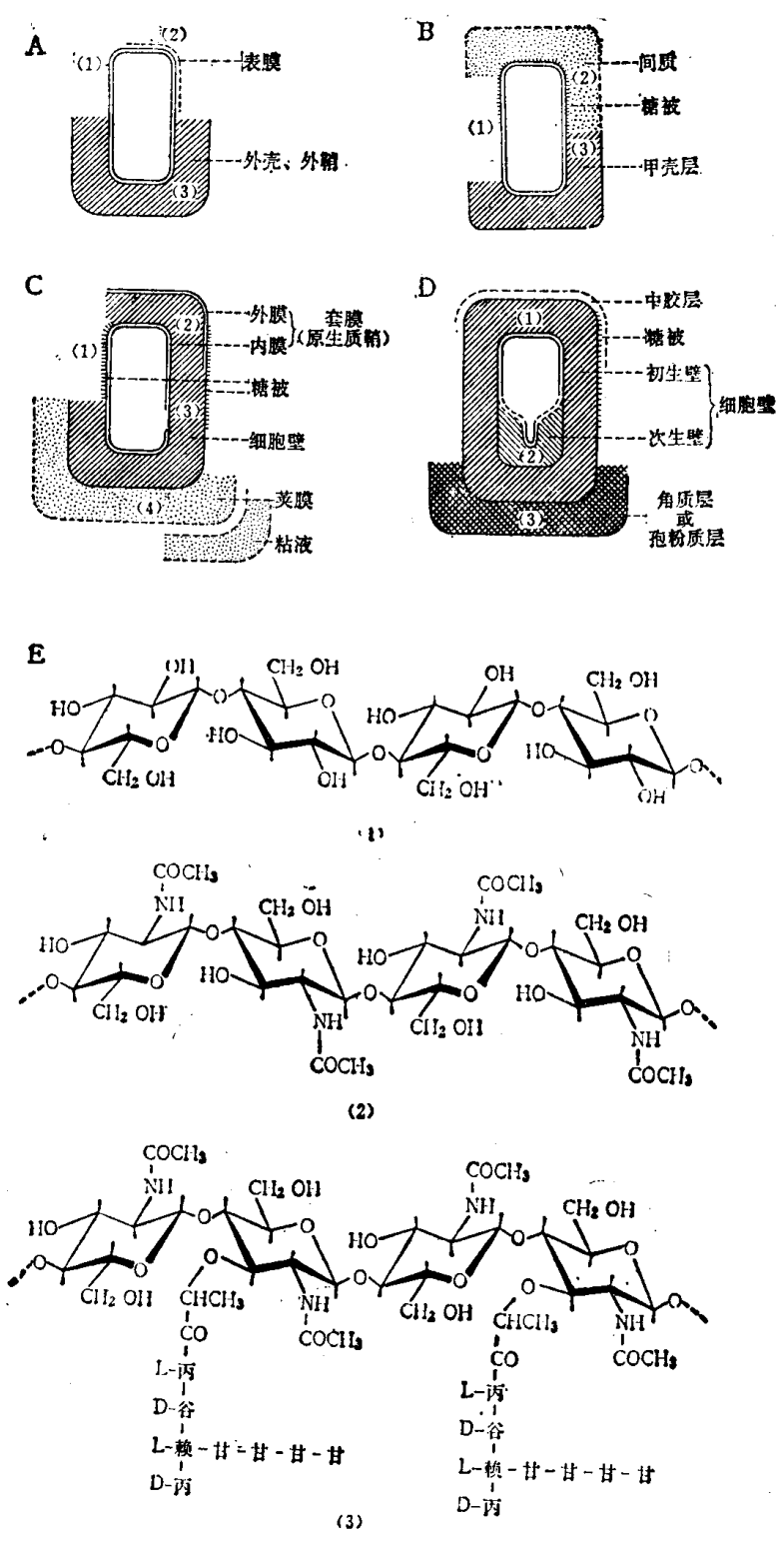


图 1-1 各种细胞的膜外物质和结构的比较

- A. 原生动、硅藻和鞭毛藻类: (1)裸细胞, 无膜外结构; (2)有表膜; (3)有外壳或外鞘。
- B. 后生物、真菌和节肢动物: (1)裸细胞, 有糖被; (2)有细胞间质; (3)有甲壳层。
- C. 细菌及蓝藻: (1)裸细胞, 有糖被; (2)有外膜与内膜组成的套膜; (3)有细胞壁; (4)有荚膜或粘液。
- D. 绿色植物, 包括真核藻类及高等植物: (1)有初生壁; (2)有次生壁; (3)有壁外成分。
- E. 各种细胞壁的基本成分: (1)纤维素; (2)甲壳多糖; (3)膜素。



## 第一节 细菌的膜外物质和结构

高等绿色植物、藻类、真菌和细菌都有细胞壁的构造。细胞壁的主要骨架成分为各种葡聚糖分子链，高等绿色植物和藻类植物以纤维素为主；真菌含有甲壳多糖成分（它也是节肢动物外骨骼的主要成分之一）；细菌（包括蓝藻）则以膜素为主。

从一级结构来看，膜素最复杂，甲壳多糖其次，纤维素较简单。似乎壁的主要成分，在进化过程中已逐步简化。

### 1.1 细菌细胞壁的化学成分

细胞壁的重量可以占菌体干重的10~30%，有三种主要成分，即：膜素、胞壁酸和特殊的脂类复合物。其中膜素是基本的，因为除了无胞壁的种类外，所有的细菌都有，只是含量有多有少；胞壁酸则只是革兰氏阳性菌才有，革兰氏阴性菌没有；与类脂结合的多糖和蛋白质，是革兰氏阴性菌的特征，少数阳性菌如抗酸杆菌、诺卡氏杆菌和棒状杆菌也有。这些成分在细菌胞壁的分布情况如图1-2及表1-1。

表 1-1 革兰氏阳性菌与阴性菌细胞壁成分的比较

细 胞 壁 成 分	革 兰 氏 阳 性 菌	革 兰 氏 阴 性 菌
氨基酸量	10~30%	1~10%
脂类	0~2% (少数例外)	10~20%
氨基酸种类	3~4种	14~18种
膜素	+	+
胞壁酸	+	-
脂多糖	-	+
脂蛋白	-	+

1.1.1 膜素 亦称为粘蛋白（粘多肽）或多肽聚糖，是在平行伸展的聚糖链之间，由肽链作桥而交连成网状结构的大分子，它组成了细胞壁中的基层或坚固层，是使壁具有一定硬度及细胞成型的主因。

1.1.1.1 聚糖链：以 N-乙酰葡萄糖胺与 N-乙酰膜酸经  $\beta$ -1, 4-糖苷键结合成的双糖为重复单位，聚合一定数目这种重复单位而成为长链分子。聚合度随种类而异，一般为137~139个双糖单位，长度约1,000~2,000Å。（图1-3）

图1-3中的膜酸单体可能有各种化学修饰，如6位羟基的磷酸化或乙酰化；芽孢杆菌的芽孢壁中有内酯型的膜酸，分支杆菌及诺卡氏菌的细胞壁内没有 N-乙酰膜酸，而有 N-乙醇膜酸；还有部分革兰氏阳性菌含有 N-甘露糖膜酸。

1.1.1.2 肽链：肽链的 N 端垂直连接在膜酸的羧基上，一般由5个氨基酸组成，其中含有不常见的 D 型氨基酸。A<sub>1</sub> 常为 L-丙氨酸，有时为 L-丝氨酸或甘氨酸；A<sub>2</sub> 常为

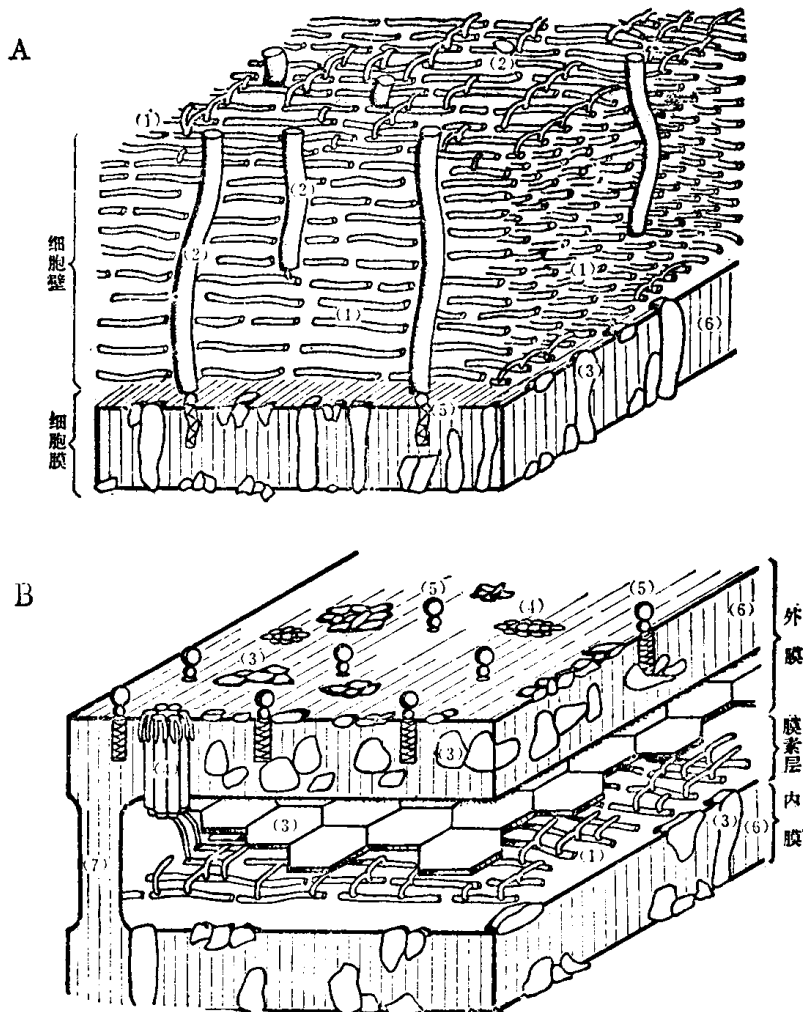
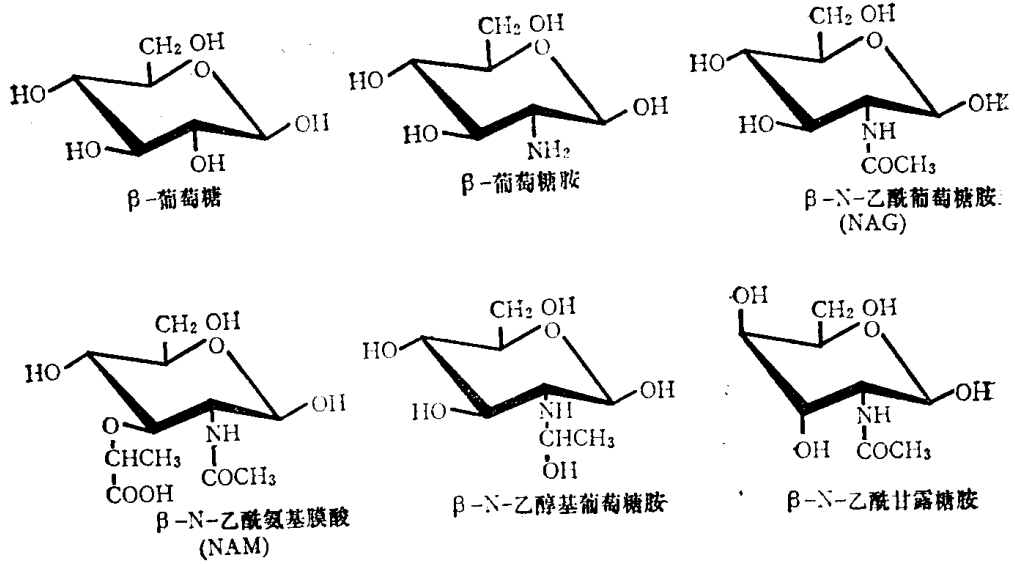


图 1-2 革兰氏阳性菌和阴性菌胞壁结构的比较 (立体剖视)

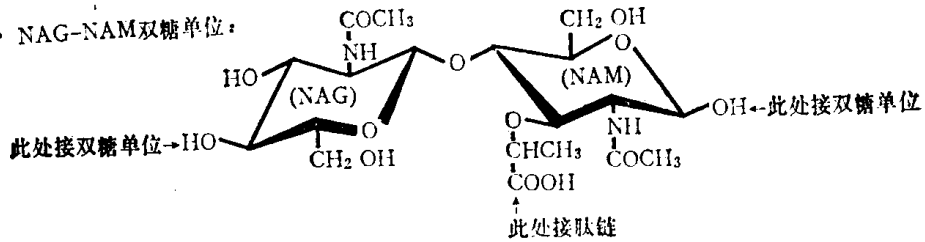
A. 阳性菌; B. 阴性菌; (1)膜素网状结构; (2)胞壁酸; (3)膜蛋白; (4)脂蛋白; (5)脂多糖; (6)膜脂质; (7)内、外膜连接。

D- 谷氨酸，它的  $\gamma$  位羧基与  $A_3$  的氨基相结合，这是一种不寻常的方式；它的  $\alpha$  位羧基在大多数情况下形成酰胺基，有时游离或与甘氨酸、D- 丙氨酸结合； $A_3$  以双氨基酸为主，它的两个氨基中的  $\alpha$  位氨基与  $A_2$  的  $\gamma$  位的羧基结合而成肽键，而  $\omega$  位氨基则用来在两肽链之间架桥；主要的氨基酸有 L- 赖氨酸或内消旋型 2,6-二氨基蒲桃酸，革兰氏阳性球菌及乳酸杆菌属大都是 L- 赖氨酸，所有的阴性菌、阳性杆菌的大部分以及放线菌、蓝藻和立克次体则为二氨基蒲桃酸；此外，有的细菌还分别含有 L- 鸟氨酸、二氨基丁酸以及二氨基蒲桃酸的异构体和衍生物；若此肽链没有成桥，则它  $\omega$  位氨基常常乙酰化，或为单氨基酸所置换； $A_4$  常为 D- 丙氨酸，它的羧基可以与另一肽链的  $A_2$  或  $A_3$  直接成桥。 $A_5$  亦常为 D- 丙氨酸。架桥以前的五肽链，在架桥时往往降解成四肽或三肽。(图 1-4)

A. 组成膜素的单糖:



B. NAG-NAM双糖单位:



C. 膜素分子中的多糖链:

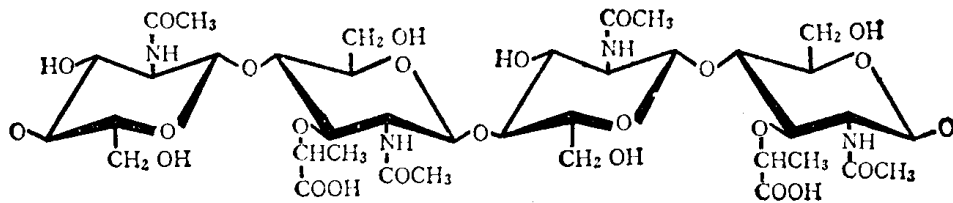
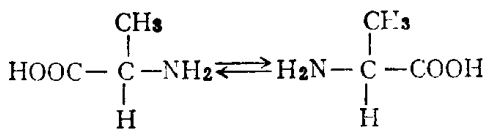


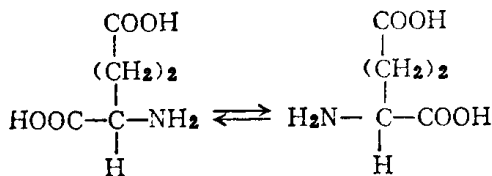
图 1-3 膜素分子多糖链的基本构造

A. L系与D系氨基酸:



L-丙氨酸

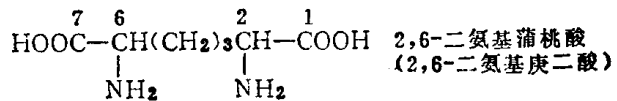
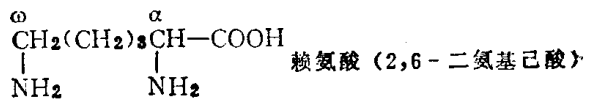
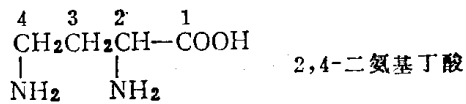
D-丙氨酸



L-谷氨酸

D-谷氨酸

B. 几种双氨基的氨基酸:



C. 不寻常的肽键连接方式:

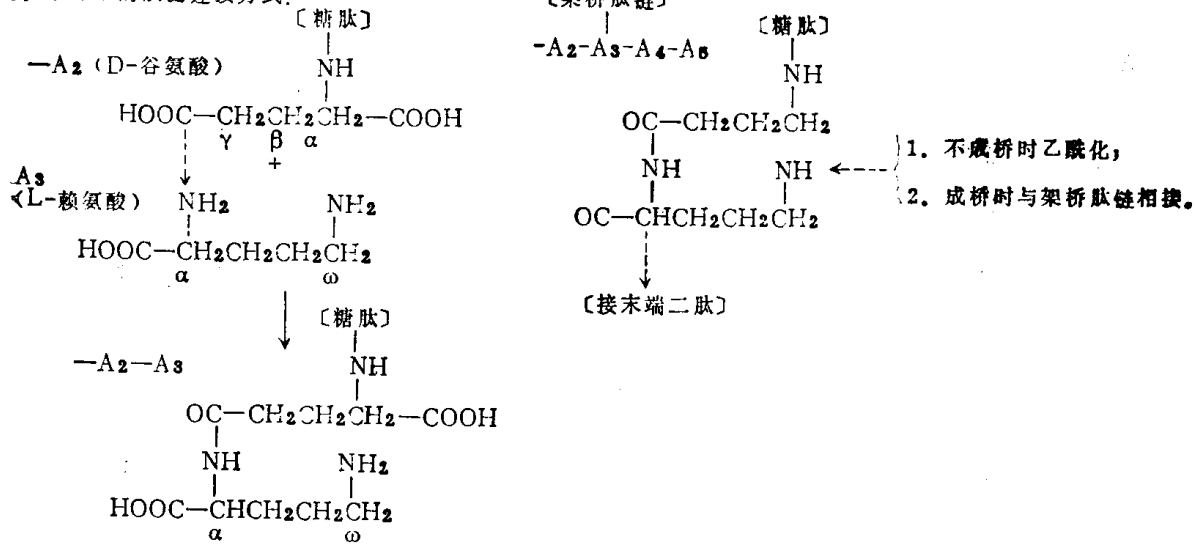


图 1-4 组成膜素肽链部分的特殊氨基酸和特殊连接方式

1.1.1.3 架桥结构: 有几种方式, 有的由一个糖肽链上的  $A_2$  或  $A_3$  氨基酸残基与另一个糖肽链上的  $A_4$  氨基酸直接相连成肽, 有的则通过一个短肽 (常为甘氨酸五肽) 作为架桥肽链而相接。(表 1-2)

1.1.1.4 膜素的生物合成: 可分为三个阶段。

第一阶段: 依靠二磷酸尿苷 (UDP) 作为化学载体而在胞质内合成膜酸五肽, 包括 UDP-N-乙酰葡萄糖胺经丙酮酰转移酶的催化而与磷酸烯醇式丙酮酸结合成 UDP-N-乙酰膜酸, 然后在有关酶、ATP、 $Mn^{2+}$  及  $Mg^{2+}$  存在的条件下, 通过核糖体的作用逐个加上五个氨基酸而成为 UDP-乙酰膜酸五肽。

第二阶段: 上述的合成前体从核苷酸上脱离, UDP 成为 UMP (单磷酸尿苷), 留下一个磷酸基在乙酰膜酸五肽上, 然后它依靠磷酸基而与细胞膜上的一种载体——P- $C_{55}$ -聚异戊烯醇 (图 1-5) 相结合, 在这里首先接受由 UDP 带来的 N-乙酰葡萄糖胺而成为双糖,

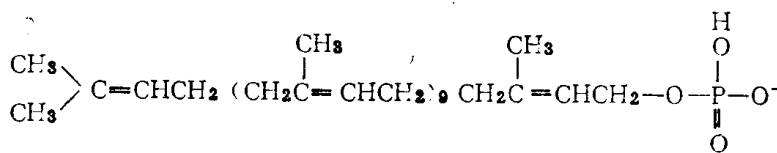


图 1-5 P- $C_{55}$ -聚异戊烯醇的结构式

而它的五肽链上接受由 tRNA 陆续带来的五个甘氨酸而成为十肽链; 这是金黄色葡萄球菌的情况, 而大肠杆菌最后只形成双糖五肽 -P- P- 脂的复合物。(图 1-6)

第三阶段: 为合成膜素的前体从细胞膜上脱离, 参加到细胞壁的组成中去的过程。原来细胞壁上的膜素分子网, 由于自溶酶的作用而露出新的 N-乙酰膜酸末端, 使前体双糖的 N-乙酰葡萄糖胺在转移酶的作用下形成  $\beta$ -1,4 糖苷键结合。载体脂类分子带着两个磷酸基而脱离, 由磷酸水解酶切去一个磷酸而恢复膜载体的作用。已经组成多糖链的前体, 它的五肽链末端的 D-丙氨酸在 D-丙氨酸羧肽酶作用下切除, 而  $A_4$  D-丙氨酸的羰基经转肽酶的催化而与另一条多糖链上五肽链的  $A_3$  (或  $A_2$ ) 或者架桥肽链末端的氨基酸 (如金黄色葡萄球菌为甘氨酸) 的氨基结合, 于是完成了膜素分子网状结构。(图 1-7~8)

表 1-2 细菌细胞壁架桥结构的分类

类	亚类	构	造	肽链上第三氨基酸 (A <sub>3</sub> )	架桥肽链成分	细菌种类
A	1	-膜酸-   L-丙·D-谷·A <sub>3</sub>   L-丙·A <sub>3</sub> ·D-谷·L-丙 -膜酸-		α型 = L-赖 β型 = L-鸟 γ型 = m-蒲		绿色好氧球菌 狭扭螺旋体 大肠杆菌, 大部分格兰氏阴性菌 白喉棒状杆菌, 芽孢杆菌 枝动杆菌
	2	-膜酸-   L-丙·D-谷·L-赖   甘 D-丙[L-丙·D-谷·L-赖·D-丙] <sub>n</sub> -L-赖·D-谷·L-赖·L-丙 D-丙 甘 -膜酸-				藤黄小球菌
	3	-膜酸-   L-丙·D-谷·A <sub>3</sub>   [架桥肽链] D-丙·A <sub>3</sub> ·D-谷·L-丙 -膜酸-		α型 = LL-赖 β型 = L-鸟 γ型 = LL-蒲	甘, L-丙, L-丝 L-丝, L-丙, L-苏, 甘	葡萄球菌及大部分格兰氏阳性菌 放射状硬质小球菌 一种节杆菌
	4			α型 = L-赖 β型 = L-鸟 γ型 = m-蒲	L-天(NH <sub>2</sub> ) (D-天, D-丝 L-鸟, D-丝, D-天 (D-谷) <sub>2</sub>	乳酸链球菌 纤维双糖乳酸杆菌 凝集性小球菌
B	1	-膜酸-   甘 (或L-丝) · D-谷·A <sub>3</sub> ·D-丙   [架桥肽链] D-丙·A <sub>3</sub> ·D-谷·甘 (或L-丝) -膜酸-		α型 = L-赖 β型 = L-羟赖 γ型 = L-谷 δ型 = L-丙	甘, L-赖 甘, L-赖 (甘) <sub>2</sub> , L-赖 甘, L-赖	乳酸小杆菌 一种短杆菌 节杆菌J.39 红斑丹毒丝菌
	2			α型 = L-鸟 β型 = L-羟赖 γ型 = L-蒲	D-赖 (D-鸟) { D-鸟, 甘 D-鸟, 甘 D-蒲	莱脱氏丁酸杆菌 一种棒状杆菌 一种棒状杆菌

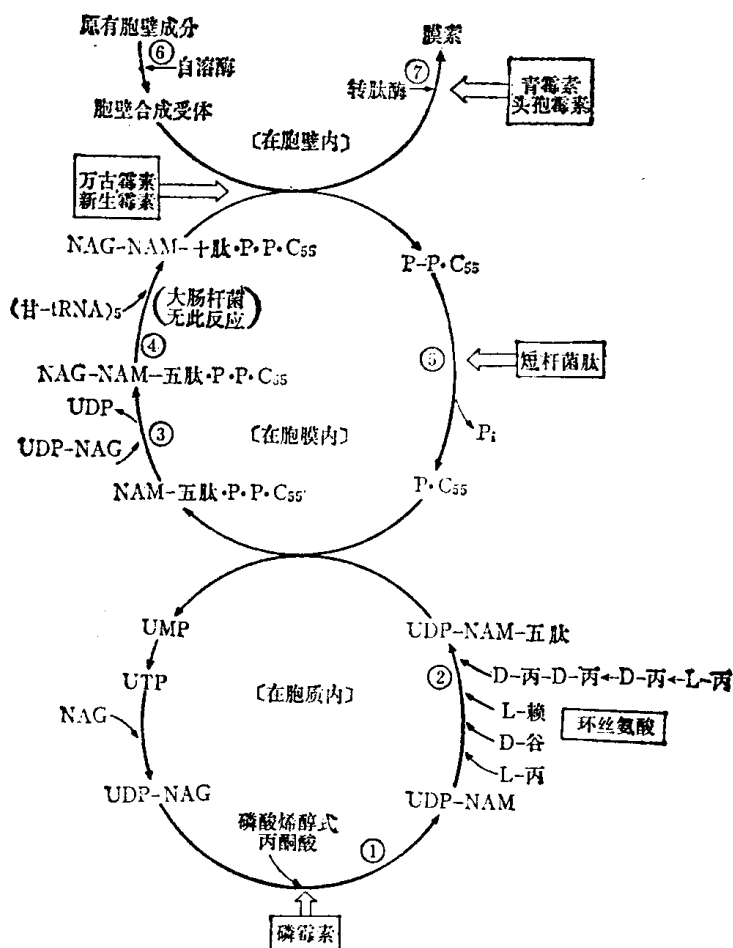
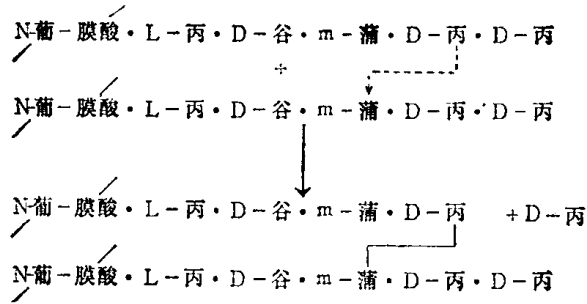


图 1-6 葡萄球菌细胞壁膜素的生物合成

NAG为N-乙酰葡萄糖胺；NAM为N-乙酰氨基膜酸；D及L-丙为D及L-丙氨酸；D-谷为D-谷氨酸；L-赖为L-赖氨酸；UMP、UDP、UTP为单、二、三磷酸尿苷；P·C<sub>55</sub>及P·P·C<sub>55</sub>为磷酸及焦磷酸C<sub>55</sub>异戊间二烯；↗↘加入或释放；——→促进作用；⇨抑制作用；□内为抗菌素名。

- ① UDP-NAG加磷酸烯醇式丙酮酸而成UDP-NAM,
- ② UDP-NAM加五个氨基酸而成UDP-NAM-五肽；
- ③ NAM-五肽离开UDP而转移到膜载体C<sub>55</sub>上，并接受由UDP带来的NAG，而成NAG-NAM-五肽·P·P·C<sub>55</sub>；
- ④ NAG-NAM-五肽·P·P·C<sub>55</sub>接受五个甘氨酸而成NAG-NAM-十肽·P·P·C<sub>55</sub>；
- ⑤ NAG-NAM-十肽脱离P·P·C<sub>55</sub>而转移到胞壁中去，P·P·C<sub>55</sub>脱去一个磷酸而成P·C<sub>55</sub>，重新恢复载体作用；
- ⑥ 原有胞壁上的膜素网架经自溶酶的作用而切出断端，为接受新的膜素成分作准备；
- ⑦ NAG-NAM-十肽依靠转肽酶的作用而连接到原有膜素结构上去。

A.



B.

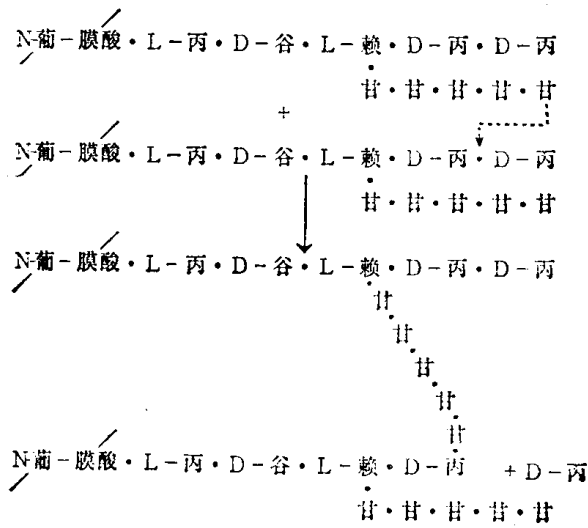
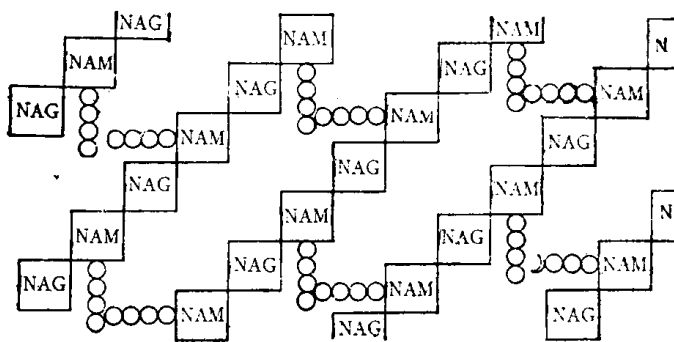


图 1-7 膜素分子的架桥作用  
A. 大肠杆菌; B. 金黄色葡萄球菌。

A. 大肠杆菌:



B. 葡萄球菌

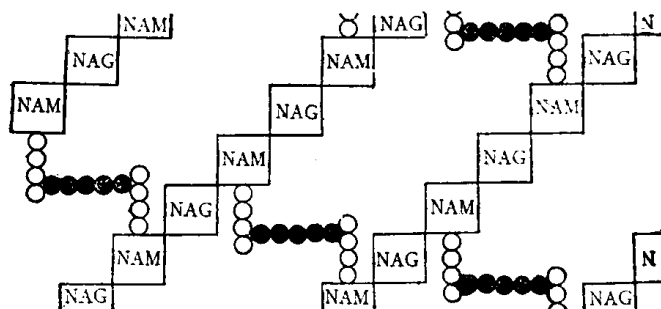


图 1-8 细菌细胞壁内膜素的网状结构

-NAG-NAM-为多糖链; 白色圆圈为糖肽链上的肽; 黑色圆圈为架桥的五肽。

1.1.1.5 膜素合成的抑制：发现很多抗菌素类药物之所以有强烈的抑菌作用，是由于它们抑制了胞壁膜素的合成过程中的某一个步骤。各种抗菌素的作用点是不同的，例如磷霉素使 UDP-乙酰葡萄糖胺不再接受磷酸烯醇丙酮酸，所以不能形成 UDP-膜酸；环丝氨酸使 L-丙氨酸不能异构化而成 D-丙氨酸，并且 D-丙氨酸不能接到 UDP-膜酸上去；万古霉素和新生霉素阻止双糖-十肽-P-P-C<sub>55</sub> 通过细胞膜而到细胞壁中去；杆菌肽使 P-P-C<sub>55</sub> 不能脱去一个磷酸而复原成 P-C<sub>55</sub>，因而丧失了它在合成过程中不断地起膜载体的作用；而著名的青霉素主要作用于合成过程的最后阶段，抑制了 D-丙氨酸-羧肽酶和转肽酶，使得糖肽之间的架桥作用无法进行。（图 1-9）

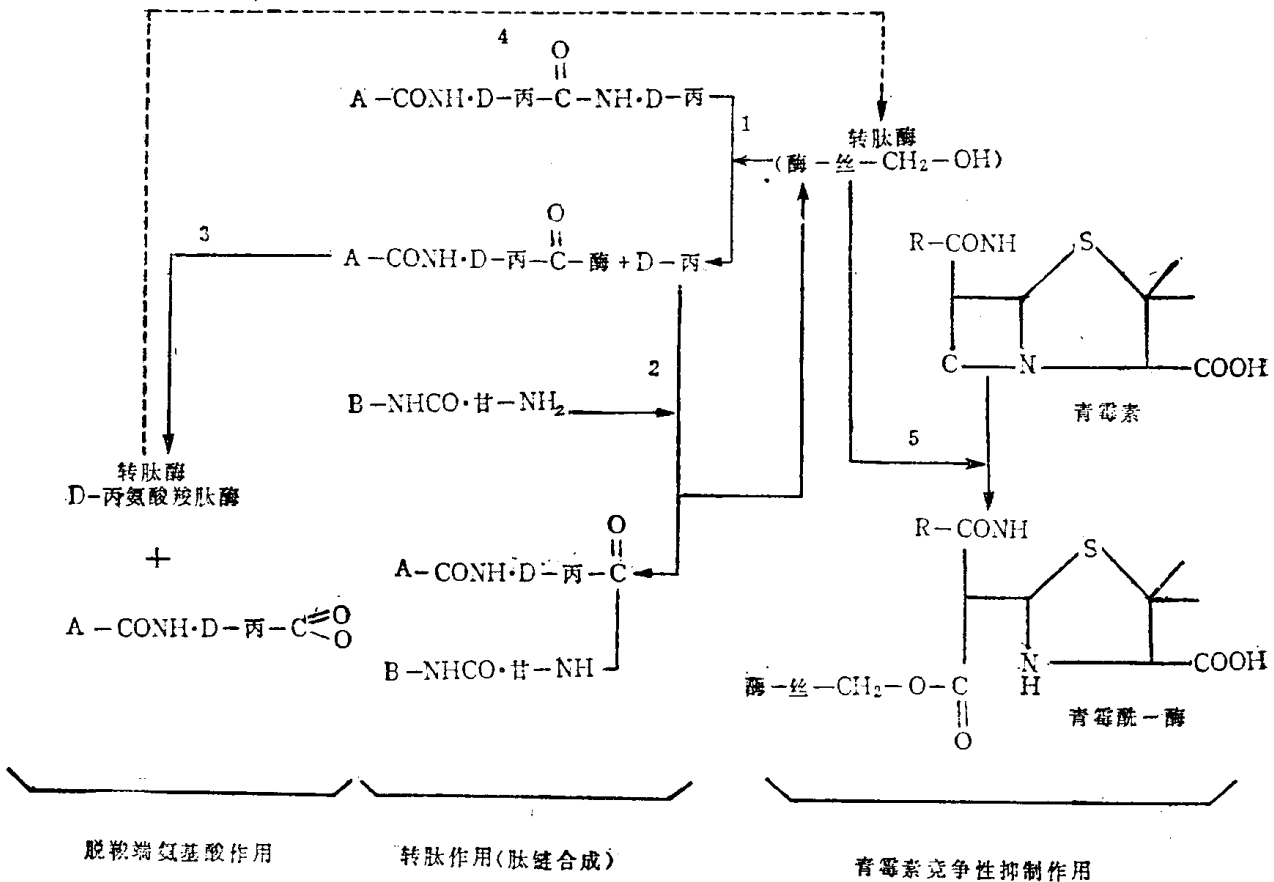


图 1-9 青霉素对膜素的糖肽链架桥过程的阻碍

A及B为两条相邻的糖肽链；1. 转肽酶与A链相结合并切下一个D-丙氨酸；2. A及B的末端氨基酸残基相互合成肽键而交联；3. A链与转肽酶的复合物在D-丙氨酸-羧肽酶的作用下与A链脱离；4. 转肽酶与D-丙氨酸-羧肽酶可能为同一个蛋白质；5. 青霉素与转肽酶活性位上的丝氨酸残基相连接，从而抑制了它的作用。

为什么青霉素能够抑制转肽酶及 D-丙氨酸-羧肽酶的作用呢？这是因为：青霉素分子的立体结构与这两种酶的天然底物——D-丙氨酸二肽相似，所以与底物竞争性地结合在酶的活性位上。（图 1-10）

青霉素类抗菌素施用于细菌时，使细胞不能形成坚硬的细胞壁，细菌即停止繁殖和变形，如杆菌成为丝状（因为不能形成中隔而将细胞分开）、中央肿胀成球状（局部不能形成细胞壁）或球状，后两者不能耐受外界环境渗透压力的变化，细胞脆弱易受伤，最后自溶而死亡。（图 1-11）



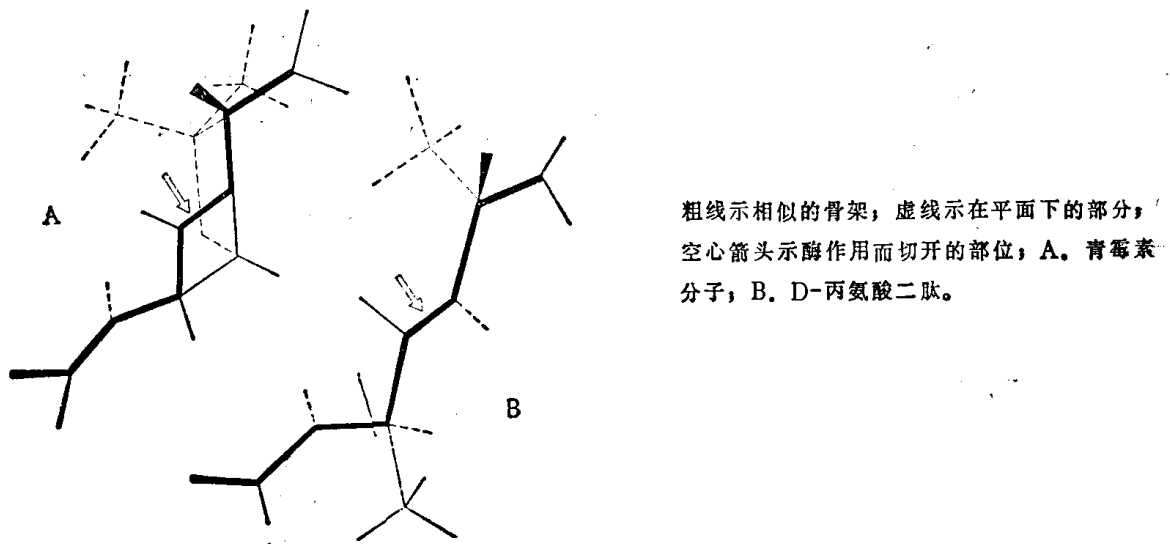


图 1-10 青霉素分子与 D- 丙氨酸二肽在立体结构上的相似性

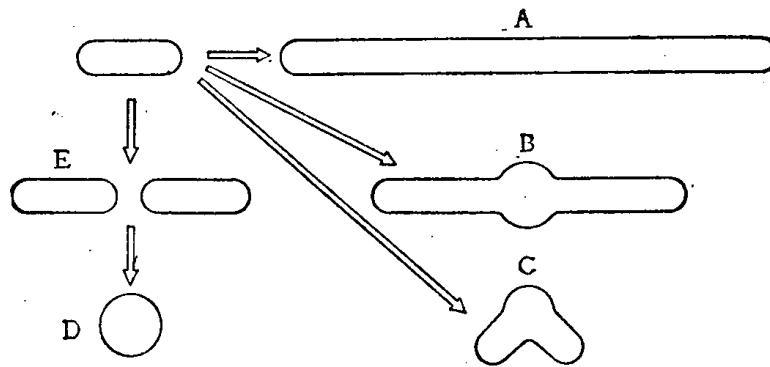


图 1-11 大肠杆菌细胞受青霉素类影响而发生变形的情况

A. 成丝状；B和C成中央肿胀状；(抗菌素浓度： $C > B > A$ ) D. 成球状细胞；E. 正常的细胞分裂。

动物细胞分泌的溶菌酶因为能切断膜素糖链上氨基糖单位之间的键而使细菌破裂。具有吞噬能力的白细胞含有 D 型氨基酸氧化酶，能使被吞噬细菌胞壁上的 D- 氨基酸转化成相应的酮酸，同时还释放过氧化氢，故能杀菌。

1.1.2 胞壁酸 此成分只在革兰氏阳性菌的细胞壁中含有，含量可达细胞壁干重的 20~60%，而阴性菌则缺乏。

1.1.2.1 化学构造：为很多甘油或核醇经磷酸的酯键相连成的长链，并与丙氨酸及葡萄糖或乙酰葡萄糖胺相结合而成为大分子。（图 1-12）

胞壁酸在细菌的细胞膜内亦有，此时成甘油胞壁酸，与膜脂质结合而成脂胞壁酸。在胞壁内，则胞壁酸长链末端的磷酸，与膜素中 N-乙酰膜酸的 6 位羟基形成酯键而结合。胞壁酸常沉积在胞壁外表面，如巨大杆菌胞壁外侧有一厚约  $120 \text{ \AA}$  的胞壁酸层，所以起着保护细胞壁的作用。胞壁酸的化学构造随菌种而不同。（表 1-3）