

[英] C. W. 琼斯 著



细菌的呼吸和 光合作用

科学出版社

内 容 简 介

本书以化学渗透学说为理论基础,对细菌能量代谢和转化方面的基本概念和问题及研究进展作了比较系统深入的论述,简明介绍了此领域的研究方法和一些论点的实验根据,并选录了有关重要文献。内容包括:能量偶联膜、呼吸和光合电子传递链的组成和空间结构、质子位移、质子动势(Δp)、ATP合成酶、能量转化反应、细胞运动、溶质运输、反向电子传递、化能异养菌、兼性光合菌和化能无机营养菌的有氧呼吸和无氧呼吸、光合细菌的光合作用等。

本书可供高等院校微生物学、生物化学等专业的师生和有关科研人员参考,亦可作大学高年级学生或研究生的教材。

Colin W. Jones

Aspects of Microbiology 5

BACTERIAL RESPIRATION AND PHOTOSYNTHESIS

Thomas Nelson and Sons Ltd 1982

细菌的呼吸和光合作用

(英) C.W.琼斯 著

陆卫平 译

责任编辑 王惠君

科学出版社出版

北京朝阳区内大街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

※

1986年12月第 一 版 开本: 787×1092 1/32

1986年12月第一次印刷 印张: 4 7/8

印数: 0001—3,150 字数: 107,000

统一书号: 15031·3368

本社书号: 5030·13—9

定价: 1.20 元

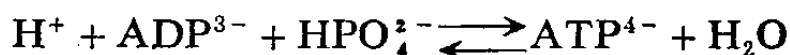
目 录

一、 导言	(1)
呼吸作用	(3)
光合作用	(5)
呼吸链磷酸化和光合磷酸化	(8)
偶联膜(coupling membrane)	(13)
摘要	(16)
参考文献	(17)
二、 化能异养菌和兼性光合菌的有氧呼吸	(19)
呼吸链的组成	(19)
呼吸的途径	(30)
呼吸的控制	(31)
呼吸链的空间组构	(34)
与呼吸有关的质子位移	(35)
能量偶联部位	(40)
质子动势 (Δp)	(44)
摘要	(49)
参考文献	(50)
三、 化能无机营养菌的有氧呼吸, 细菌的无氧呼吸	(52)
氮化合物的氧化和还原	(56)
硫化合物的氧化和还原	(69)
氢的氧化	(77)
亚铁的氧化 ($\text{Fe}^{2+} \rightarrow \text{Fe}^{3+}$)	(78)
高铁的还原 ($\text{Fe}^{3+} \rightarrow \text{Fe}^{2+}$)	(79)

延胡索酸还原为琥珀酸.....	(80)
二氧化碳还原为甲烷.....	(82)
N-氧化三甲胺还原为三甲胺	(84)
一氧化碳氧化为二氧化碳.....	(85)
摘要.....	(86)
参考文献.....	(87)
四、光合作用.....	(89)
细菌叶绿素参与的光合作用.....	(89)
叶绿素参与的光合作用.....	(108)
细菌紫质素参与的光合作用.....	(112)
摘要.....	(117)
参考文献.....	(118)
五、能量转化作用.....	(119)
ATP 磷酸水解 酶(BF_0 . BF_1).....	(119)
BF_0 . BF_1 : ATP 酶还是 ATP 合成酶?.....	(126)
能量转化突变型.....	(127)
ATP 合成和水解的能量学	(132)
ATP 合成的机制	(137)
膜能量转化作用的其他方面.....	(139)
摘要.....	(146)
参考文献.....	(147)
菌名索引.....	(148)
内容索引.....	(150)

一、导 言

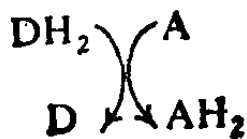
细菌的能量获取方式和高等生物一样,主要是通过腺苷-5'-二磷酸(ADP)和无机磷酸合成腺苷-5'-三磷酸(ATP)进行的:



因为在标准条件下 ATP 水解释放适量的自由能 ($\Delta G^{0'} = -31.0\text{kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$), 所以它的合成需要差不多同样的能量 ($\Delta G^{0'} = +31.0\text{kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$), 这些能量是由细胞内特殊的代谢反应提供的。

细菌以三种明显不同的方式合成 ATP: 基质水平磷酸化、呼吸链(或氧化)磷酸化和光合(或光)磷酸化。每种方式包括一种或多种氧化还原(氧还)反应。不过,在基质水平磷酸化过程中产能反应与 ADP 的磷酸耗能缩合反应间的偶联方式与其他两种磷酸化过程有着本质上的差异。

在氧还反应中,还原当量(H , H^- 或 e^-)从倾向于提供还原当量的化合物(低氧还电位对的还原性部分)自发地转移到有接受还原当量倾向的化合物(高氧还电位对的氧化性部分),例如:



根据平衡热力学,在标准条件下这个反应释放的自由能能量是由供给对(D/DH₂)和接受对(A/AH₂)的氧还电位差按以下公式决定的:

$$\Delta G^{0'} = -n \cdot F \cdot \Delta E'_0$$

这里 n 是电子传递数, F 是法拉第常数 (96.6 kJ.volt⁻¹ 当量⁻¹), $\Delta E'_0$ 是标准氧还电位差 (E'_0 氧化 - E'_0 还原; V 或 mV)。因此,产能的氧还反应可与做诸如形成高能化合物或产生与膜有关的浓度或电荷梯度 (两者都能用来驱动 ATP 的合成) 的有用功相偶联。

具体地说,在基质水平磷酸化过程中,某种有机物(如丙酮酸或三磷酸甘油醛)被适当内源氧化剂(如 NAD⁺ 氧化)产生非磷酸化具有高水解自由能的中间产物。然后它经过磷酸取代作用产生一种高能的酰基磷酸(例如乙酰磷酸或 1,3-二磷酸甘油酸; $\Delta G^{0'} \geq -43.9 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$)。最后酰基磷酸把磷酸酰基($-\text{PO}_3^{2-}$)供给 ADP 而形成 ATP。因此基质水平磷酸化是一种无方向(无空间方向)的系列反应,其中化学基团(通过顺序地形成化学计量的共价中间产物)的转移基本上是由可溶性的细胞质酶催化的。与此相反,氧化和光合磷酸化是与膜有关的矢量(有空间方向的)过程,是通过几种有着空间组构的氧还载体(呼吸链和光合电子传递链)参与的一系列顺序氧化还原反应来实现的。在这些过程中,没有发现共价的和高能的中间产物。氧还系统和催化 ATP 合成的酶复合体(ATP 磷酸水解酶或 ATP 酶-ATP 合成酶)之间的能量转移看来是通过能量化的质子,即 H⁺ 的化学梯度起作用的。后者亦能驱动其他需能的膜反应,例如反向电子传递、细胞运动和一些溶质的运输等。

基质水平磷酸化是少数专性厌氧化能异养菌,以及在缺

氧生长条件下某些兼性厌氧菌得以合成 ATP 的唯一方式。这两种情况下它都是与叫作发酵的代谢过程有关的,在此过程中,分解代谢产生的还原当量,如 NADH 或其他还原的辅助因子,最终被转移给一种或多种内源有机氧化剂。由于发酵过程中产生的自由能能量一般较小,所以,基质水平磷酸化的 ATP 产量也相应较低,例如, *Streptococcus* 属的某些菌在同源乳酸发酵葡萄糖(产生二分子乳酸)的过程中,仅净产生二分子 ATP,而有些发酵过程仅产生一分子 ATP。然而,在进行呼吸(大多数化能异养菌、所有的化能自养菌和一些兼性光合细菌)或光合(大多数光合细菌)电子传递的细菌中,基质水平磷酸化仅占总 ATP 形成量的很小一部分。

呼 吸 作 用

化能异养菌和兼性光合菌有氧呼吸的特征是,还原当量(reducing equivalents)从一种有机供体,主要为 NADH(但也包括琥珀酸、乳酸和甲醇等其他还原剂)转移至分子氧。因为氧化 NADH 的反应跨越的氧还电位差很大($E'_0\text{NAD}^+/\text{NADH} + \text{H}^+ = -320\text{mV}$, $-\frac{1}{2}\text{O}_2/\text{H}_2\text{O} = +820\text{mV}$; $\Delta E'_0 = 1140\text{mV}$),所以自由能变化和 ATP 产生量都很高(例如,在某些微生物中一分子葡萄糖完全氧化成二氧化碳和水很可能净产生高达 38 分子的 ATP)。这些好气呼吸链含有多种氧还载体,它们包括黄素蛋白(F_p),铁硫蛋白(Fe-S)、醌类和细胞色素(含铁血红素蛋白);前两种通常构成催化供氢体起始氧化的脱氢酶,而特异的可自发氧化的细胞色素则组成一种或多种催化氧还原成水的末端反应氧化酶(图1.1a)。

许多兼性厌氧和专性厌氧化能异养菌以其他受体代替

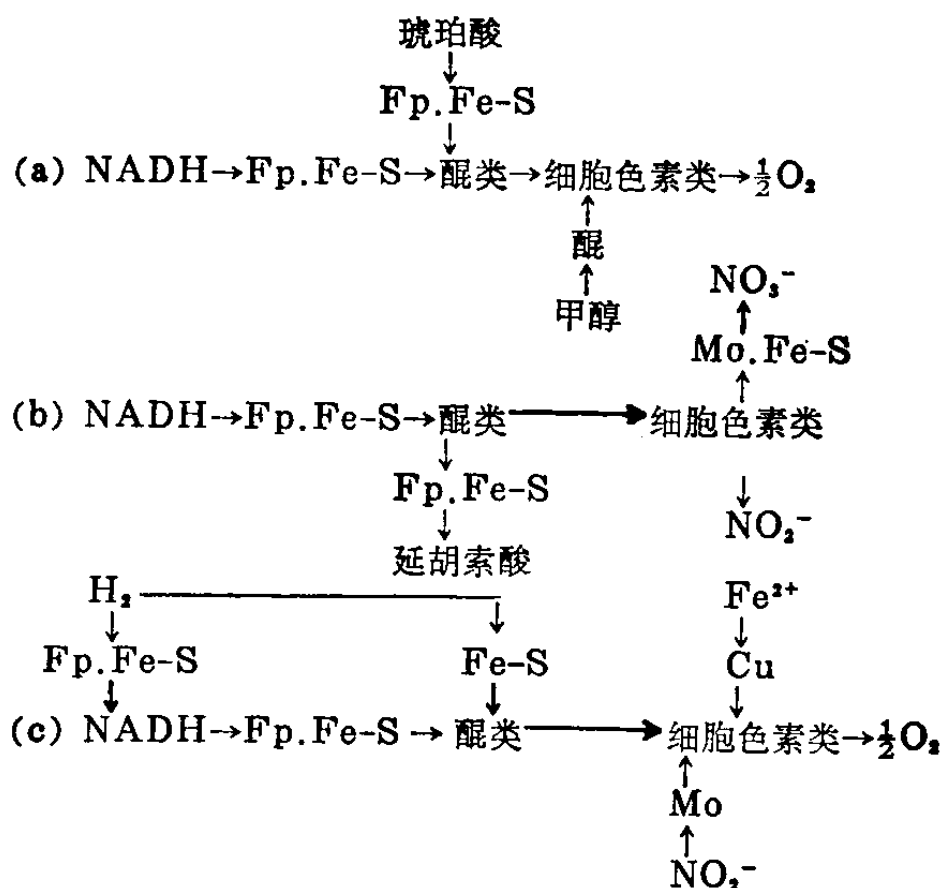


图 1.1 (a) 好氧化能异养菌和兼性光合菌,
(b) 厌氧化能异养菌,
(c) 化能无机营养菌中呼吸作用的一些范例。

氧，也就是营无氧呼吸。这些受体包括种种氮和硫的含氧阴离子、 Fe^{3+} 和有机化合物，诸如延胡索酸、二氧化碳和 N-氧化三甲胺；这些反应称作非同化性代谢，因为产物最终被释放到环境中去。受体化合物的氧还电位范围很广（例如， $E^\circ \text{SO}_3^{2-}/\text{S}^{2-} = -116\text{mV}$ ， $\text{N}_2\text{O}/\text{N}_2 = +1355\text{mV}$ ），所以厌氧呼吸的 ATP 产率变化非常之大。ATP 产率一般比有氧呼吸低得多，虽说比发酵过程要高。除了细胞色素氧化酶为适当的还原酶（图 1.1b）所取代之外，厌氧呼吸链含有与有氧系统类似的氧还载体，有些还原酶是新型的氧还载体（例如，钼蛋白和铜蛋白），但大多数是特异的黄素蛋白、铁硫蛋白或细胞色素类。

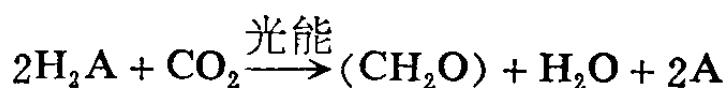
化能无机营养菌（化能自养菌）主要以氧氧化无机供体，

但个别的也能以硝酸作为末端受体。供体包括氢和各种氮和硫化合物, Fe^{2+} 和(挺奇怪的)一氧化碳。由于这些供体的氧还电位范围很广(例如, $E_0' \text{CO}_2/\text{CO} = -540\text{mV}$, $2\text{H}^+/\text{H}_2 = -420\text{mV}$, $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+} = +780\text{mV}$), 与这类呼吸有关的自由能差值和 ATP 产率也变化极大; 然而, 除了氢的氧化以及有可能一氧化碳的氧化之外, 一般说来它们都比较低。特异性的适应酶(它们多与相应的厌氧还原酶类似)催化无机供体的起始氧化(图 1.1c)。

这三类呼吸作用都有还原当量朝着增加氧还电位正值的方向传递和同时释放自由能的特征(应该注意, 在非标准条件下, E_0' 为 E_h , 实际氧还电位所替代, $\Delta G^{0'}$ 为 ΔG 实际自由能变化所替代; 在某些条件下, E_h 和 ΔG 值可能分别明显不同于 E_0' 和 $\Delta G^{0'}$ 值)。如果把能量加入到系统中去, 呼吸链有可能朝相反的方向传递能量(反向呼吸或反向电子传递)。这一现象对化能无机营养菌来说至关重要, 因为它们需要 NAD(P)H 来同化二氧化碳。从较高氧还电位的无机供体反向传递电子到 NAD(P)^+ 的驱动力, 是由同一供体到氧或硝酸的正向电子传递过程中产生的质子或电荷梯度。

光 合 作 用

光合细菌进行的光合作用可以下列总反应式表示:



在蓝绿细菌以及藻类和绿色植物中, H_2A 是水, 二氧化碳的还原性同化伴有分子氧的释放(放氧光合作用)。许多紫色和绿色细菌用其他无机还原剂(如 H_2 , S^{2-} , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$)代替水, 而光合异养菌则以部分还原的碳化合物, 诸如琥珀酸或苹果酸同

时代替水和二氧化碳；这些细菌都不释放氧(不放氧光合作用)。

在大多数光合细菌中有两类光合电子传递和磷酸化作用,环式的和非环式的(图 1.2)。前者不依赖于外源反应剂或氧化剂,其唯一的功能是把光能转化为质子或电荷梯度,并进而产生 ATP (某些紫色细菌也从二分子焦磷酸合成无机焦磷酸 $\Delta G^{0'} = + 21.9\text{kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$)。在此过程的第一阶段,电磁辐射为各种专门的光合色素所吸收,这些光合色素包括(细菌)叶绿素、(细菌)脱镁叶绿素,类胡萝卜素以及蓝绿细菌中的藻胆蛋白。然后,通过一系列复杂的光化学反应,产生一种低氧还电位的还原剂(绿色和蓝细菌中为还原的铁硫蛋白;紫色细菌中是一种新型的醌铁复合体; $E' \leq -160\text{mV}$)和一种高氧还电位的氧化剂(被氧化的细菌叶绿素; $E' = +250\text{mV}$)。还原当量再经过类似于呼吸系统的醌-细胞色素系统由前者传递给

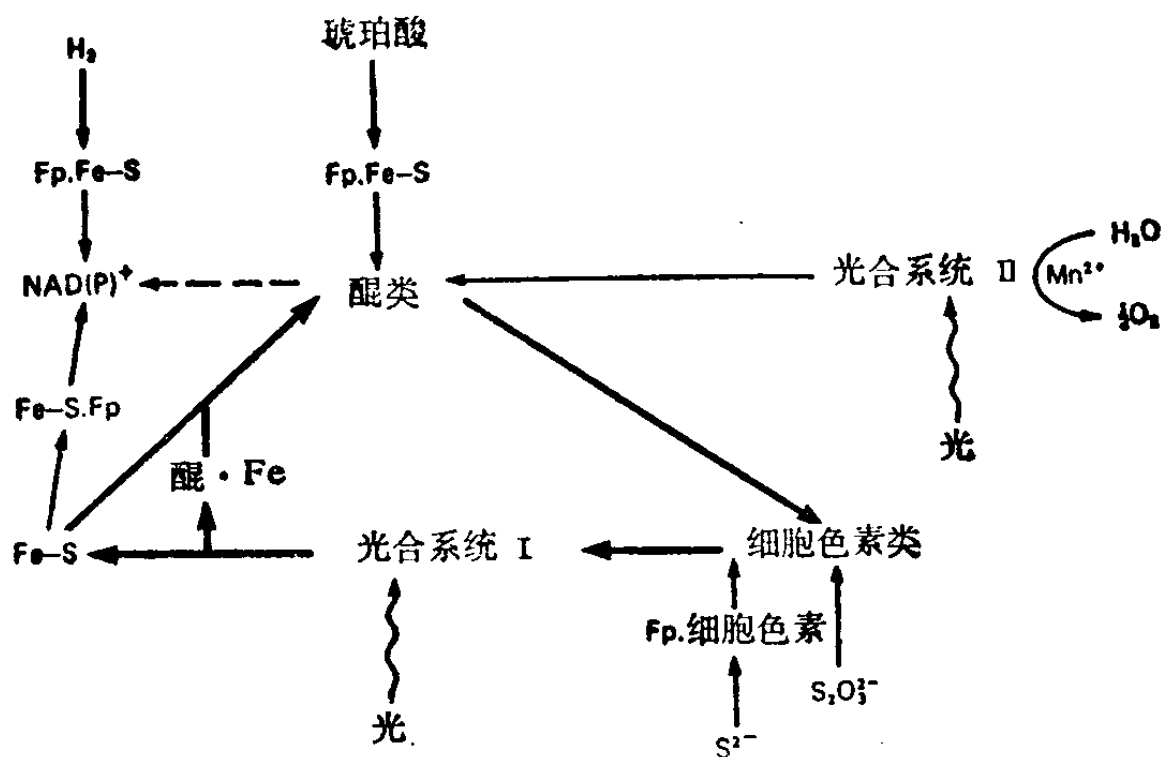


图 1.2 光合电子传递。环式电子传递(—→),非环式电子传递的外加步骤(—→),质子/电荷梯度驱动的反应(---→)。详细解释见正文。

后者,同时伴有适量自由能的释放和一定量 ATP 的形成。而非环式电子传递的主要功能是使用外源供体还原 NAD(P)^+ ,所产生的 NAD(P)H 被用于同化二氧化碳和种种其他代谢反应。因为除了 $2\text{H}^+/\text{H}_2$ 之外,外源还原对的氧还电位都高于 $\text{NAD(P)}^+/\text{NAD(P)H}$ 对(例如, $E'_0 \text{S}_0/\text{S}^{2-} = -99\text{mV}$,延胡索酸/琥珀酸 $= +30\text{mV}$, $\frac{1}{2} \text{O}_2/\text{H}_2\text{O} = +820\text{mV}$),所以 NAD(P)^+ 的还原是需能的。然而,在光合细菌中,这种需能反应不是由光辐射(绿色和蓝绿细菌中)所推动,就是由环式电子传递产生的质子/电荷梯度(紫色细菌)来驱动的。在蓝绿细菌中,由于氧/水对的氧还电位极高,所以除了总是起作用的低氧还电位系统(光合系统 I)之外,高氧还电位的光-色素系统(光合系统 II)也必须参与非环式电子传递。因为两个光合系统的氧还电位跨度一部分是重叠的,所以多余的能量可用来合成少量 ATP。光合系统 II 含有与光合系统 I 类似的光合色素,另外加上释放氧的藻胆蛋白和镁蛋白。其他光合细菌中无机还原剂的氧化是由专门的细胞色素或新型黄素-细胞色素催化的。

细菌中的呼吸链和光合电子传递系统与高等生物一样,不仅含有机氧还中心(黄素蛋白和醌类),还含金属氧还中心(细胞色素、铁硫蛋白、铜蛋白和镁蛋白)。有机中心的氧还电位较为固定,能传递氢原子;而金属中心的氧还电位的范围很广,它们催化电子和氧原子的传递。因此,这两类氧还中心分别与有机和无机基质的氧化还原反应有关。

少数红色嗜盐细菌进行不含细菌叶绿素及常见氧还载体的光合磷酸化。作为替代,它们使用一种新型色素——细菌视紫质素,它的结构类似于脊椎动物视觉中起作用的视紫质素。细菌视紫质素利用光能直接形成质子/电荷梯度。

虽然大多数光合细菌是专性光合生物,嗜盐细菌和一些紫色和绿色细菌却是兼性的,它们在有氧条件下能进行呼吸链磷酸化作用。少数光合细菌还能在暗中厌氧生长,通过发酵葡萄糖至丙酮酸过程中的基质水平磷酸化取得能量。

呼吸链磷酸化和光合磷酸化

呼吸和光合电子传递氧化还原反应释放出的自由能通过膜结合的ATP磷酸水解酶转化为ATP。ATP磷酸水解酶由两个叫作 BF_0 和 BF_1 (BF意为细菌偶联因子)的多肽集合体组成。 BF_1 是一种亲水的多肽复合体,它位于能量偶联膜的细胞质表面,在整个复合体中行使合成和水解ATP的功能。它很容易从 BF_0 上脱落下来,但当处于可溶态时,它仅仅催化ATP的水解(此时则称它为ATP酶)。反之, BF_0 是一种疏水性多肽和蛋白脂质集合体,它构成膜内的部分,并很可能协助 BF_1 来利用各种氧化还原系统产生的质子/电荷梯度。

氧化和光合磷酸化过程中ATP合成的化学计量表达为, $ATP/O(ATP/2e^-)$ 商或者 $P/O(P/2e^-)$ 商,即(mol合成的ATP或酯化的磷酸)/(g原子氧或mol被还原的一对电子受体) $^{-1}$ 。

阐明膜参与的能量转化机理是当代生物化学的主要问题之一。虽然现在普遍接受能量化的质子是这一过程的首要中间产物的观点,但在这些质子的产生、定位和利用等方面还有相当大的争议。两种主要的假说,化学渗透和局部化质子假说已被提出,并正在接受大量实验的检验。

化学渗透假说 Mitchell在1961年首先提出这一假说,它的主要原则是,氧化和光合磷酸化需要(1)迁移(移动)质子的(proton-translocating)氧化还原系统;(2)迁移质子的ATP磷

外部或壁膜间隙 膜 细胞质

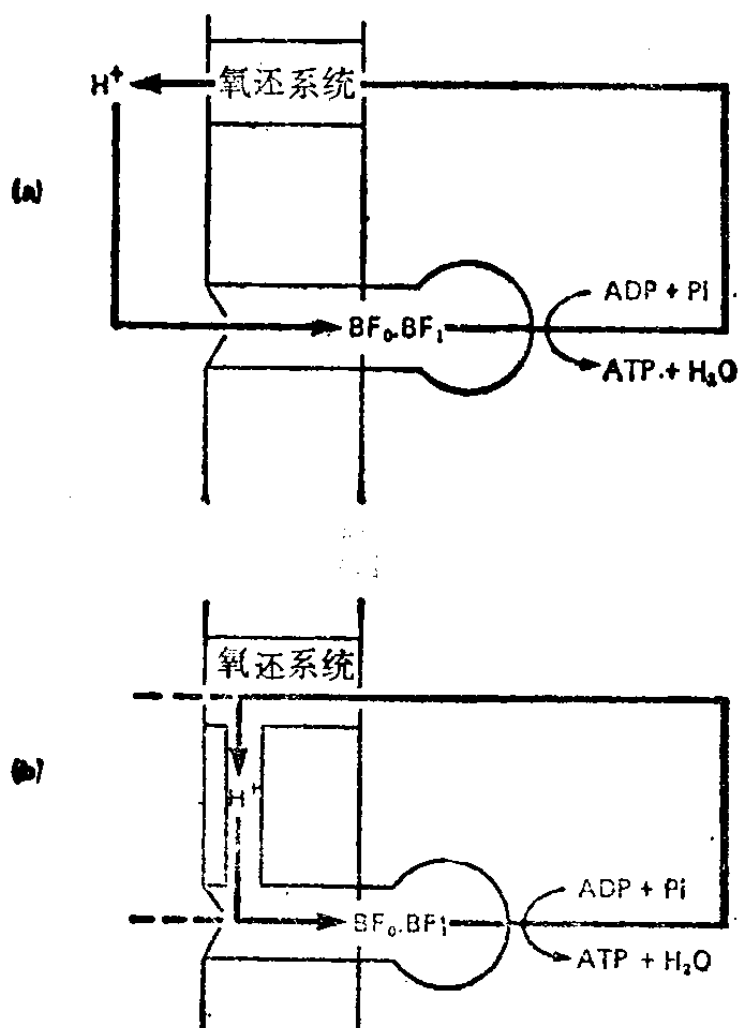


图 1.3 根据(a) 化学渗透假说和(b)局部化质子假说所表现的质子流。

酸水解酶;(3) 离子,特别是 H^+ 和 OH^- 不透的(除非通过专门的交换扩散系统)绝缘偶联膜。这样,能量转化作用是通过循环于绝缘的膜和邻近的大体积水相* (bulk aqueous phase) 间的质子流来实现的(图 1.3a);因为这种质子的流动处在平衡之中,所以能量的贮存是跨越膜而不是局限于膜内部的,并且具有质子或质子动势(protonmotive force)**的非局部化

* 又称大体积相(bulk phase),指细胞膜两侧的水相,以别于膜本身的小体积疏水相。——译者注

** 亦可译为质子动力,但根据它的单位(mV)和它实际上是一种势(potential)而非力(force),故以称作质子动势为佳(如 electron motive force 就译为电动势)。——译者注

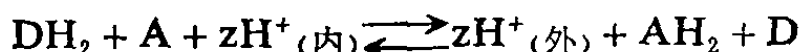
电化学势差($\Delta\mu_{\text{H}^+}$ 或 Δp ;mV)的形式。

质子动势由化学势差 $\Delta\text{pH}(\text{pH}_{\text{外}} - \text{pH}_{\text{内}})$ 和电位差或膜电位($\Delta\psi$)按以下关系式组成:

$$\Delta p = \Delta\psi - Z\Delta\text{pH}$$

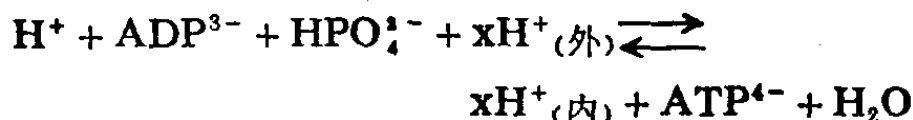
这里 $Z(\equiv 2.303RT/F)$, 25° 时的值为60,用来把 ΔpH 转变成电单位。这个假说叫作化学渗透,是由于它包括化学基团(H , H^- , e^- , O^{2-})在膜中间的转移和溶质(H^+)跨膜的运输。

根据化学渗透假说,呼吸和光合电子传递可以下列总公式表示:



这里 z 在数值上等于 $\rightarrow\text{H}^+/\text{O}^{1-}(\rightarrow\text{H}^+/2\text{e}^-)$ 商(g 离子 H^+ , g 原子氧或 mol 被还原的双电子受体 $^{-1}$)。设想与氧还过程有关的产电(产生电荷)的质子位移是在有机中心和金属中心的结交处进行的,这些反应中心在膜中间有着空间和顺序上一定的组构,以便于催化质子从外表面释放出,由内表面摄入(图1.4)。这些质子驱动氧还臂、圈和循环也可为质子泵所替代或补充。在质子泵的情况下,与氧化还原反应相联的(不过在细菌紫质素的情况下,是与氧还反应无关的)专门膜蛋白的构型变化导致有关部位羧基或胺基 pK_a 的改变,从而引起质子在膜两侧不对称的吸收和释放(所谓的膜 Bohr 效应)。

同样地,ATP 合成可以下列公式表示为:



这里 x 在数值上等于 $\rightarrow\text{H}^+/\text{ATP}(\rightarrow\text{H}^+/\text{P})$ 商(g 离子 H^+/mol 合成的 ATP)。其余的质子是无方向性的,仅反映了反应中

1) 原书有误。——译者注

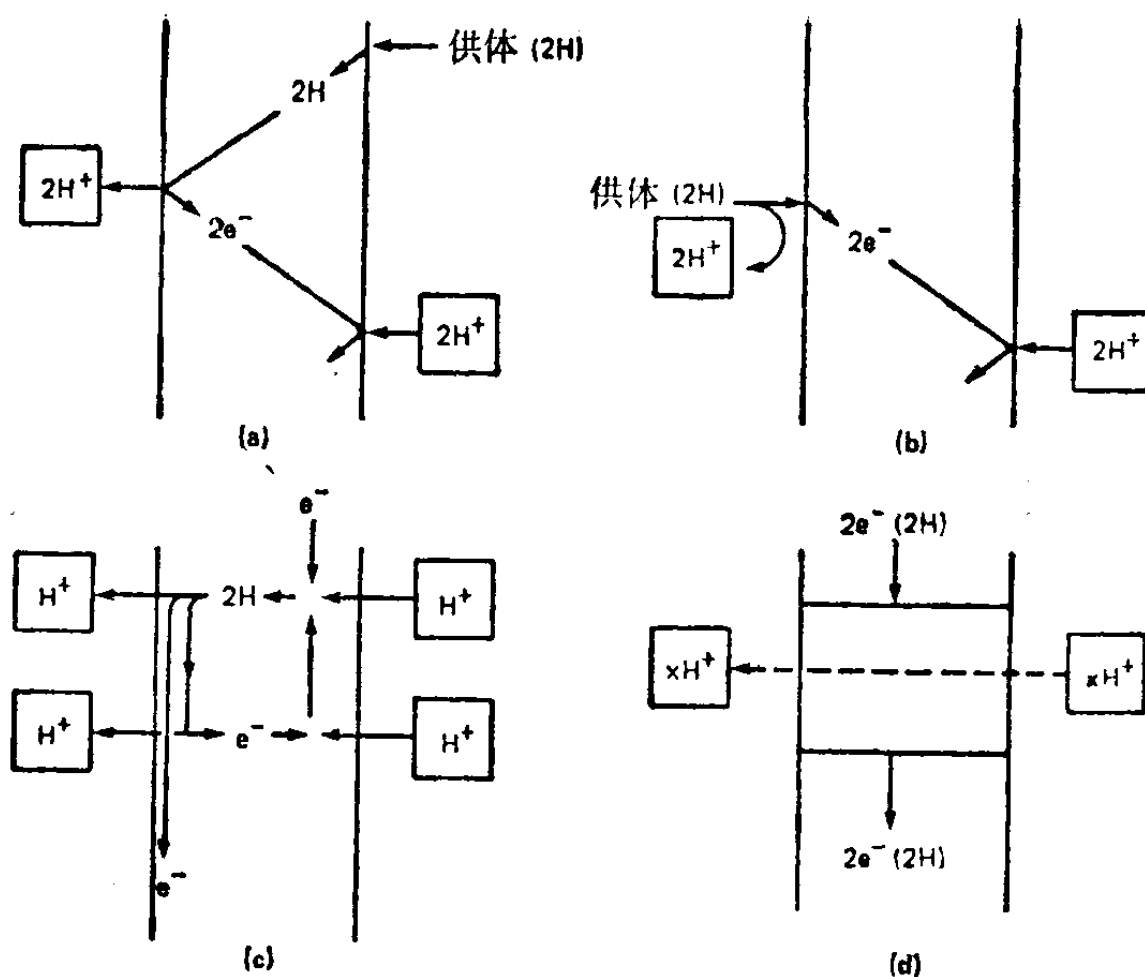


图 1.4 质子驱动的氧还反应(a)圈(loop), (b)臂(arm), (c)循环(cycle), (d)泵(pump)。

离子化的变化。因此 $\text{ATP}/\text{O}(\text{ATP}/2\text{e}^-)$ 商等于 $\rightarrow\text{H}^+/\text{O}(\rightarrow\text{H}^+/2\text{e}^-)$ 商除以 $\rightarrow\text{H}^+/\text{ATP}$ 商。化学渗透假说设想, ATP 的合成是由 ADP^{3-} 和磷酸移动到 BF_1 活性基上开始的, 与此同时 2H^+ 释放到细胞质内(此 2H^+ 是在 Δp 的驱动下由胞外经 BF_0 进入的)。 O^{2-} 然后从磷酸上转移至 2H^+ , 所产生的高活性磷酰镱基(P^+O_2^-)受到 MgADP^- 的攻击而形成 ATP^{4-} ; 后者和水最后在细胞质中释放。

化学渗透学说在关于能量转化的机理方面还作了一些重要的预测:(1) 因为 ATP 的合成(及其他一些需能的膜过程)与共价中间产物无关, 而是由非局部化的质子/电荷梯度驱动的, 所以实验上应有可能以人工施加的 ΔpH 和(或) $\Delta\psi$ 来推

动这些反应;(2) 能量转化作用仅在有效地把内外大体积水相分开的膜中才能进行,即,膜在结构上应该是封闭的;(3) 呼吸和光合电子传递的速率应受到 Δp 回压的控制,从而防止浪费和不必要的氧还反应(呼吸控制和光合控制);(4) 因为 Δp 反比于质子穿越偶联膜的通透速率,所以任何增强这种通透性的化合物都将耗散 Δp ,并且有效地抑制能量转化作用,但同时刺激氧还反应(这种质子载体因而起解偶联剂的作用);(5) 为了防止呼吸和光合电子传递形成渗透上有害的 ΔpH ,膜上的交换扩散系统应催化与阴离子共同的或与阳离子交换的质子吸取(即, H^+ 阴离子同向传递或 H^+ 阳离子反向传递)。这样的系统,与阳离子单传递一起,亦能协助代谢上重要的溶质出入细胞的需能反应。

局部化质子(localized proton)假说 由 Williams 创立的这一假说与化学渗透假说的不同之处在于,它认为能量化的质子是局部化(即限于膜内或膜表面)的而不是非局部化的(图 1.3b)。此外,它那里并不存在明显的渗透组分(即穿越膜的 H^+ 运输)的设想意味着膜加上细胞质水相的存在就能满足此假说,而化学渗透假说除此之外还需要一个外部水相。局部化质子假说设想,在氧化和光合电子传递过程中,质子和电子在有机中心与金属中心的结交处被分离,随后氧还系统和 ATP 磷酸水解酶系统之间的质子传递不仅非常迅速,而且处于严密的动力控制之下,以致质子仅仅与邻近水相作比较慢的平衡。与氧还反应关联的 BF_0 、 BF_1 的构型变化把水从 ATP 磷酸水解酶的活性基上排开,使磷酸、ADP 和质子得以受控制地介入,质子的结合导致构型的进一步变化,此变化促成水从 ADP 和磷酸上移去,从而使 ATP 得以合成。由此可见,此假说强调了水在氧化和光合磷酸化过程中的重要性,以及质

子结合而非质子运输的必要性(不存在渗透性意味着 ATP 合成在非囊状的膜制备物中也能进行)。另外,它对质子运动的化学计量(即 $\rightarrow\text{H}^+ / 2\text{e}^-$ 和 $\rightarrow\text{H}^+ / \text{ATP}$ 比值)没有作任何预测;它认为唯一必要的化学计量是实验上观察到的总 ATP 合成(即 $\text{ATP} / 2\text{e}^-$ 比)。反向电子传递和能量转化的解偶联现象在局部化质子假说中被认为是经过与化学渗透学说类似的机制进行的,反向电子传递由局部质子浓度的回压(back pressure)所驱动,而质子载体造成的膜内质子浓度的耗散引起解偶联作用。

因为对多数细菌呼吸和光合作用的研究结果几乎都是用化学渗透学说来解释的,所以本书将以此学说作为膜能量转化的运转机理。然而,读者将会看到,虽然有些系统很可能是化学渗透的,但其他的则能同样圆满地用局部化质子假说来说明,在少数情况中,后者似乎能更成功地解释实验的结果。

偶联膜(coupling membrane)

大多数细菌对革兰氏染色阳性或阴性的反应能力反映了它们细胞包被(envelope)结构和组成上的差异。在革兰氏阳性菌(它们均为化能异养菌)中,细胞质通常为 8 nm 的膜(质膜或叫细胞质膜)所包围,这层膜在能量偶联和溶质的隔离及运输中起主要作用。包围并紧贴着这层质膜的是 10 到 80 nm 厚的、主要由肽聚糖构成的僵硬(rigid)细胞壁。细胞壁有时为一层粘液所覆盖。

革兰氏阴性菌(即,许多化能异养菌,特别是那些具有特殊代谢能力的和所有的化能无机营养菌及光合细菌)的细胞包被具有复杂得多的结构,它由三层组成,外膜、薄(2 nm)而成网状的肽聚糖层和内膜。前两层形成较坚硬的外骨架,它与