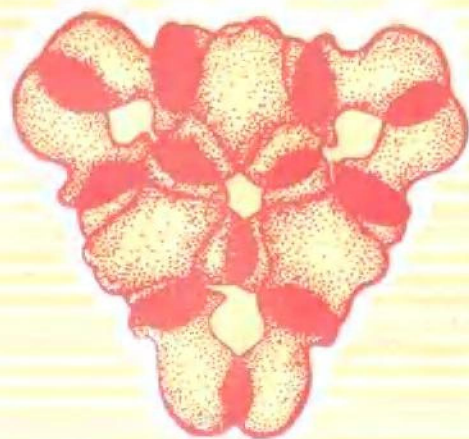


当代科技重要著作·农业领域

微生物生理学

李季伦 张伟心 杨启瑞 编
许耀才 赵良启



北京农业大学出版社

6935
L3L

Y127/24

微生物生理学

李季伦 张伟心 杨启瑞 编
许耀才 赵良启



A0098881

北京农业大学出版社

(京)第164号

图书在版编目(CIP)数据

微生物生理学/李季伦等编.-北京:北京农业大学出版社,1993.12

大专教材

ISBN 7-81002-549-X

I.微… II.李… III.①微生物学:生理学-高等院校-教材②生理学:微生物学-高等院校-教材 IV.Q 935-43

微生物生理学

李季伦 张伟心 杨启瑞 编
许耀才 赵良启

责任编辑:孟梅 高欣

封面设计:雷克敬

北京农业大学出版社出版

(北京市海淀区圆明园西路二号)

北京昌平建华印刷厂印刷

新华书店经销

787×1092毫米 16开本 35.00印张 873千字

1993年12月第1版 1993年12月第1次印刷

印数:1-5000

ISBN 7-81002-549-X/Q·35

定 价: 19.80元

内 容 简 介

本书是由几位在综合性大学和农业大学从事微生物生理学教学多年的教师共同编写的。书中比较全面地介绍了微生物生理学的基本知识，并反映了现代的进展。内容包括：微生物细胞结构、营养、产能代谢，细胞物质合成、次级代谢、代谢调控、生长与环境以及发育和分化。

本书可供综合性大学、师范院校和农业院校微生物专业的教材及从事微生物学研究和应用工作者的参考。

前 言

随着微生物科学的迅速发展，迫切需要一本适合我国高等院校的微生物生理学教材。在中国微生物学会倡导下，我们几个从事微生物生理学教学的同志共同承担了编写这本教材的任务，希望它的出版能对我国高等院校的微生物生理学的教学有所帮助。

由于微生物生理学的发展日新月异，新知识和新技术不断涌现，尽管我们力求在这本教材中反映出微生物生理学发展的当代现状，但限于我们的水平，难免有遗漏和错误，期待读者随时给予指正，以便日后修订，使之不断趋于完善。

在编写过程中，参照国外已出版的有关教材，结合我们的教学实践，基本上选用了英国Bath大学A. H. Rose教授所编 *Chemical Microbiology: An Introduction to Microbial Physiology* 第三版的提纲，但有所改动和补充。全书共分10章，内容包括：1.绪论；2.细胞化学和结构；3.营养物质与吸收；4.代谢概论；5.产能代谢；6.合成代谢；7.次级代谢；8.代谢调节；9.生长与环境；10.分化与发育。分别由北京农业大学李季伦（第1,2章），河北大学张伟心（第3, 4, 7, 及8,9章部分内容）和杨启瑞（第6,9章），华中农业大学许耀才（第5, 8章），山西大学赵良启（第10章）编写，由李季伦任主编统编全文。

感谢北京农业大学出版社的支持，和张振水老师的大力协助使这本教材能顺利出版。

编 者

1988年2月

目 录

第1章 绪论	(1)
第2章 微生物的细胞化学和结构	(3)
2.1 微生物细胞的化学组成	(3)
2.1.1 生物元素	(3)
2.1.2 研究方法	(3)
2.2 细胞结构研究方法	(6)
2.2.1 细胞破碎	(7)
2.2.2 亚细胞结构的分离	(8)
2.3 表面附属物	(10)
2.3.1 鞭毛、菌毛和性毛	(11)
2.3.2 荚膜和粘液层	(18)
2.4 细胞壁	(20)
2.4.1 真细菌的细胞壁	(20)
2.4.2 古细菌的细胞壁	(30)
2.4.3 真菌的细胞壁	(32)
2.4.4 藻类的细胞壁	(35)
2.5 原生质膜	(35)
2.5.1 化学组成	(35)
2.5.2 结构和功能	(44)
2.6 基因组	(45)
2.6.1 原核生物的基因组	(46)
2.6.2 真核微生物的基因组	(53)
2.7 核蛋白体	(55)
2.7.1 原核生物的核蛋白体	(55)
2.7.2 真核生物的核蛋白体	(57)
2.8 细胞内膜系统	(58)
2.8.1 原核生物的细胞内膜系统	(58)
2.8.2 真核生物的细胞内膜系统	(62)
2.9 特殊内含体及贮存物质颗粒	(67)
2.9.1 空气泡囊	(68)
2.9.2 磁性颗粒	(68)
2.9.3 细菌的内生孢子	(68)
2.9.4 贮存物质颗粒	(69)

2.10 可溶性细胞物质	(70)
第3章 微生物的营养	(72)
3.1 微生物的营养类型	(72)
3.2 微生物的营养物质	(73)
3.2.1 碳源	(73)
3.2.2 氮源	(74)
3.2.3 生长因子	(74)
3.2.4 矿质元素	(79)
3.2.5 水	(79)
3.2.6 氧	(82)
3.3 小分子营养物质的吸收	(83)
3.3.1 被动运输	(83)
3.3.2 促进扩散	(84)
3.3.3 主动运输	(84)
3.3.4 基团转移	(86)
3.4 大分子营养物质的吸收和分泌	(88)
3.4.1 核酸的吸收	(88)
3.4.2 蛋白质的吸收	(88)
3.4.3 细胞的分泌作用	(89)
第4章 微生物代谢概论	(91)
4.1 新陈代谢的概念及微生物代谢的特点	(91)
4.2 微生物代谢的研究方法	(92)
4.2.1 静息细胞法	(92)
4.2.2 同位素示踪法	(93)
4.2.3 极谱分析法	(95)
4.2.4 瓦勃格氏压力计法	(97)
4.2.5 突变株的应用	(98)
第5章 微生物的产能代谢	(102)
5.1 生物力能学基本原理	(102)
5.1.1 自由能和平衡常数	(102)
5.1.2 氧化还原电位	(103)
5.1.3 高能化合物	(103)
5.2 能量来自有机物	(104)
5.2.1 大分子的降解	(104)
5.2.2 二糖的分解	(109)
5.2.3 单糖的分解	(110)
5.2.4 脂肪和脂肪酸的分解	(150)
5.2.5 含氮化合物的分解	(154)
5.2.6 其它有机物的分解	(161)

5.2.7 内源性代谢物的分解	(169)
5.3 能量来自无机物	(172)
5.3.1 氢的氧化	(173)
5.3.2 氨的氧化	(175)
5.3.3 硫的氧化	(176)
5.3.4 铁的氧化	(178)
5.4 能量来自可见光	(178)
5.4.1 紫色细菌的光能转化	(179)
5.4.2 绿色细菌的光能转化	(179)
5.4.3 蓝绿细菌的光能转化	(180)
5.4.4 嗜盐细菌的光能转化	(181)
第6章 微生物的合成代谢	(183)
6.1 生物合成速率及ATP 的利用	(183)
6.2 二氧化碳的固定	(187)
6.2.1 自养型CO ₂ 固定	(187)
6.2.2 异养型CO ₂ 固定	(193)
6.3 二碳化合物的同化	(195)
6.3.1 乙醛酸环	(195)
6.3.2 甘油酸途径	(197)
6.4 糖类的合成	(198)
6.4.1 单糖的合成	(198)
6.4.2 糖核苷酸的合成及其相互转化	(200)
6.4.3 多糖的合成	(203)
6.5 脂类的合成	(216)
6.5.1 脂肪酸的合成	(216)
6.5.2 脂肪和磷脂的合成	(225)
6.5.3 萜烯及其有关化合物的合成	(227)
6.6 生物固氮	(230)
6.6.1 固氮微生物和固氮体系	(231)
6.6.2 固氮作用的机制	(234)
6.6.3 固氮作用的抑制剂及氢的作用	(241)
6.6.4 防氧保护机制	(241)
6.6.5 固氮产物(氨)的同化	(243)
6.7 氨基酸的生物合成	(244)
6.7.1 氨的来源	(245)
6.7.2 硫的来源	(246)
6.7.3 氨基酸碳架的来源	(247)
6.7.4 氨基酸合成的途径	(248)
6.8 核苷酸的合成	(261)

6.8.1 嘌呤核苷酸的生物合成	(261)
6.8.2 嘧啶核苷酸的合成	(268)
6.9 核酸的合成	(273)
6.9.1 DNA的合成.....	(274)
6.9.2 RNA的合成.....	(284)
6.9.3 核酸合成的抑制剂	(287)
6.10 蛋白质的生物合成.....	(288)
6.10.1 mRNA	(288)
6.10.2 tRNA.....	(291)
6.10.3 核蛋白体.....	(293)
6.10.4 蛋白质的合成过程.....	(294)
6.10.5 线粒体中蛋白质的合成.....	(298)
6.10.6 蛋白质合成所需的能量.....	(298)
6.10.7 蛋白质生物合成的抑制剂.....	(298)
6.11 其它生物活性物质的合成.....	(300)
6.11.1 辅酶A的合成.....	(300)
6.11.2 烟酰胺核苷酸的合成.....	(302)
6.11.3 黄素核苷酸的合成.....	(304)
6.11.4 吡咯环及其有关化合物的合成.....	(307)
第7章 微生物的次级代谢	(311)
7.1 次级代谢的概念及类型	(311)
7.1.1 次级代谢的概念	(311)
7.1.2 次级代谢产物的类型	(311)
7.2 次级代谢产物的生物合成	(316)
7.2.1 概述	(316)
7.2.2 青霉素和头孢菌素的生物合成	(317)
7.2.3 链霉素的生物合成	(319)
7.2.4 四环素族抗生素的生物合成	(325)
7.2.5 赤霉素的生物合成	(327)
7.2.6 麦角碱的生物合成	(327)
7.2.7 白喉毒素的生物合成	(330)
7.3 次级代谢的特点	(331)
7.3.1 次级代谢以初级代谢产物为前体, 并受初级代谢的调节.....	(331)
7.3.2 次级代谢产物一般在菌体生长后期合成	(332)
7.3.3 次级代谢酶的专一性低	(333)
7.3.4 次级代谢产物的合成具有菌株特异性	(333)
7.3.5 次级代谢与质粒的关系	(333)
7.4 次级代谢的生理功能	(336)
7.4.1 次级代谢可维持初级代谢的平衡	(336)

7.4.2	次级代谢产物是贮藏物质的一种形式	(336)
7.4.3	使菌体在生存竞争中占优势	(337)
7.4.4	与细胞分化有关	(337)
第8章	微生物的代谢调节	(338)
8.1	代谢调节的方式	(338)
8.1.1	细胞透性的调节	(338)
8.1.2	代谢途径区域化	(339)
8.1.3	代谢流向的调控	(339)
8.1.4	代谢速度的调控	(340)
8.2	酶合成的调节	(341)
8.2.1	酶合成的诱导	(341)
8.2.2	酶合成的阻遏	(343)
8.2.3	酶合成调节的遗传机制: 操纵子学说	(345)
8.3	酶活性的调节	(361)
8.3.1	激活	(361)
8.3.2	抑制	(362)
8.3.3	酶活性调节的分子机制	(368)
8.4	初级代谢的调节	(376)
8.4.1	产能代谢的调节: 能荷调节	(376)
8.4.2	核蛋白体合成的调节	(380)
8.4.3	氨基酸、核苷酸合成代谢的调节	(384)
8.5	次级代谢的调节	(384)
8.5.1	初级代谢对次级代谢的调节	(384)
8.5.2	碳代谢物的调节作用	(388)
8.5.3	氮代谢物的调节作用	(391)
8.5.4	磷酸盐的调节作用	(395)
8.5.5	次级代谢中的诱导作用及产物的反馈作用	(398)
8.5.6	次级代谢中细胞膜透性调节	(400)
8.5.7	溶解氧和金属离子的影响	(400)
8.6	微生物代谢的人工控制	(401)
8.6.1	生物合成途径的遗传控制	(401)
8.6.2	微生物发酵条件的控制	(408)
第9章	微生物的生长、繁殖与环境	(412)
9.1	单细胞微生物的生长	(412)
9.1.1	细菌个体的生长	(412)
9.1.2	细菌群体的生长	(421)
9.1.3	酵母菌的生长	(435)
9.2	丝状真菌和放线菌的生长	(442)
9.2.1	丝状菌生长的测量方法	(442)

9.2.2	菌丝体的顶端生长	(443)
9.2.3	分枝生长的调节	(445)
9.2.4	真菌菌落的分化	(446)
9.2.5	真菌菌落径向扩展曲线	(447)
9.2.6	液体培养中的菌丝生长曲线	(447)
9.2.7	放线菌菌丝的生长	(448)
9.3	微生物的培养	(450)
9.3.1	同步培养	(450)
9.3.2	连续培养	(453)
9.4	微生物的生长与环境的关系	(458)
9.4.1	环境因子对生长的影响	(458)
9.4.2	微生物对环境的反应	(478)
第10章	微生物的分化与发育	(491)
10.1	营养体分化	(491)
10.1.1	节杆菌细胞形态的转变	(492)
10.1.2	根瘤菌的形态分化	(494)
10.1.3	丝状蓝细菌的形态分化	(496)
10.1.4	毛霉和酵母菌的二型态	(503)
10.2	孢子形成	(507)
10.2.1	细菌的芽孢	(507)
10.2.2	链霉菌的分化与孢子形成	(517)
10.2.3	酵母菌的子囊孢子	(523)
10.2.4	担子菌的担孢子	(531)
10.3	多细胞结构与分化	(535)
10.3.1	粘细菌的分化	(535)
10.3.2	网柄粘菌的分化	(541)

第1章 绪 论

微生物生理学是微生物学的一个主要分支学科，它着重研究微生物生命活动规律以及和周围环境之间的关系。微生物生理学在整个生命科学的发展中，起着重要作用，许多重要生命现象的机制，都是首先以微生物作为研究对象而加以阐明的。

微生物生理学建立于19世纪中后期。尽管古代人民在和疾病作斗争、食品酿造和农业生产过程中，不自觉地利用了微生物，但由于它们形体小，肉眼难见，人们并不知道疾病、酿造和土壤中的物质转化是微生物活动的结果。直到17世纪的70年代，发明了显微镜之后，荷兰的吕文虎克（Antony van Leeuwenhock, 1632—1723）才打开了微生物界的大门。其后的200年，微生物的研究主要限于形态观察和分类。直到19世纪中后期，由于巴斯德（Louis Pasteur, 1822—1895）、柯赫（Robert Koch, 1843—1910）、维诺格拉德斯基（C. H. Winogradsky, 1856—1953）和贝格林克（M.W. Beijerinck, 1851—1931）等先驱者们的卓越工作，为微生物生理学奠定了坚实的科学基础。

巴斯德打破了微生物自然发生学说，用无可争辩的试验证明了物质的腐败是微生物活动的结果（1864）。此外，他在免疫学和微生物发酵的研究等方面都有伟大的贡献，并揭露出在自然界存在有能在无氧条件下进行生活的微生物（1857），他对酒“病”和蚕病的研究（1864, 1865）挽救了当时法国的酿酒业和蚕丝业。他发明的巴斯德灭菌法，一直沿用至今。

柯赫是与巴斯德同时代的一位德国乡村医生。他首先证明动物炭疽病的病原是细菌，并发明了分离和培养纯菌的方法。他提出的著名的证病律（即Koch's hypothesis），至今仍指导着动、植物病原的确定。

自巴斯德和柯赫奠定了微生物生理学后，进一步的发展应归功于俄国的微生物学家维诺格拉德斯基和荷兰的微生物学家贝格林克。维诺格拉德斯基主要的贡献是发现了微生物的自养生活，在他研究硫细菌的过程中，证明这类细菌能氧化 H_2S 获得能量并可利用 CO_2 作为碳源而生长，这种化能无机营养型的细菌生活方式，既不同于光能无机营养的植物的代谢类型，也不同于化能有机营养的微生物和动物的代谢类型。其后他又研究了铁细菌和硝化细菌，再次揭发和确定了这类自养细菌的特性。贝格林克利用加富培养的方法，首先自土壤中分离出能固定空气中氮素的好氧固氮菌（*Azotobacter*）和蓝细菌（*Cyanobacteria*，过去称为蓝绿藻）。其后，他又成功地自豆科植物根瘤中分离出根瘤菌（1888）。维诺格拉德斯基和贝格林克的开创性的工作，不仅推动了微生物生理学的发展，也为土壤微生物学奠定了基础。

微生物生理学发展的一个重要转折点是德国布赫纳（Buchner）发现了酵母菌的无细胞制剂可将蔗糖转化成酒精，从此微生物生理学的研究进入了分子水平，并诞生了生物化学。此后，这两个学科紧密结合，共同发展。自1900—1960之间，许多重要的代谢途径，都是首先利用微生物作为研究对象而被阐明，然后在高等生物中得到证实。

如果说20世纪60年代以前的微生物生理学重点在于研究物质和能量的转化以及各种代谢

途径,那么自60年代之后,由于雅可布和莫纳德(Jacob和Monod)研究诱导酶形成机制而建立的操纵子学说(1961),则标志着微生物生理学朝向代谢调控研究的兴起,并进一步将微生物生理学、生物化学和遗传学结合在一起,形成了分子生物学。早在40年代,由于脉孢霉(*Neurospora*)的遗传研究,提出了基因控制酶的学说(Beadle和Tatum, 1941),促使遗传学由形式遗传学进入生化遗传学阶段。细菌的转化作用(Griffith, 1928)和转化物质的提纯(Avery等, 1944),第一次确定了DNA是遗传的物质基础。细菌重组(Lederberg和Tatum, 1946)、噬菌体重组(Delbrück和Bailey, 1947, Hershey和Rotman, 1949)、细菌转导(Zinder和Lederberg, 1952)的相继发现,以及DNA分子双螺旋结构的建立(Watson和Crick, 1953),基因细微结构的分析(Benzer, 1955)、DNA复制机制(Meselson和Stahl, 1958)、DNA和RNA的分子杂交(Spiegelman, 1964)等重要成就,为建立分子遗传学打下了坚实的基础。

遗传密码的破译(Nirenberg, 1961, 1963; Khorana等1966)和蛋白质生物合成机制的阐明,是继发现DNA作为遗传物质之后,生物科学上最重要的一项成就。

由于分子遗传学的迅速发展,使得人们有可能利用分子遗传学的技术,有目的地改造旧物种和创造新生物,这是当今兴起的一项崭新的DNA重组技术。

在本世纪40年代后,微生物的应用有了重大的发展。抗生素的生产已成为现代化的大企业;微生物酶制剂已广泛用于农、工、医各方面;微生物的其他产物,如有机酸、氨基酸、维生素等都在进行大量生产。微生物的生产已构成了一项庞大的发酵工业。为了有效地进行微生物的生产,需要掌握微生物生理学的知识和技术。

20世纪80年代是生命科学兴起的时代,今后微生物生理学必将有更广泛而深入的发展,有待于善于思考和勤于工作的研究者们去开发。

当今生物科学发展异常迅速,为了能及时了解本门学科的发展动态,需要经常阅读国内外发表的文献,目前国内尚未出版微生物生理学的专门杂志。有关微生物生理学方面的文章,主要发表在由中国微生物学会主办的《微生物学报》,《真菌学报》,《病毒学报》,和《生物工程学报》上,世界各国出版的有关杂志很多,文献浩如烟海,不可能全部阅读,但对权威性专家所写的综合性的评论文章应经常留意并认真阅读。有关微生物生理学方面的综合评论文章,通常发表在以下的刊物上:

①Annual Review of Microbiology, ②Annual Review of Biochemistry, ③Critical Reviews in Microbiology, ④Bacteriological Reviews, ⑤Advances in Microbial Physiology, ⑥Scientific American.

第2章 微生物的细胞化学和结构

微生物界是一大群微小的生物，其中包括非细胞形态的类病毒和病毒，以及具有细胞结构的细菌、真菌、藻和原生动物。类病毒和病毒结构简单，不能营独立生活，只有寄生在寄主的细胞内才能繁殖。因此，通常认为细胞是组成生命的基本单位，能独立生长和繁殖，是一个高度有组织生命系统。细胞结构使得生命系统与周围环境分开，以细胞质膜作为渗透屏障，控制着物质的流入和流出细胞。细胞质膜外围的坚实的细胞壁则保护细胞免于遭受渗透冲击而导致的细胞崩解。原生动物和少数细菌的细胞没有细胞壁，但它们的细胞质膜另有加固机制。其他的细胞外部结构，如细菌的荚膜，也起保护作用。有些细胞的表面有运动器官，用以找到适合它们生活的环境和避开不利的环境。

根据细胞中贮存的遗传信息的结构，通常将生物分成为两大类型：原核生物（prokaryotes）和真核生物（eukaryotes）。原核生物细胞中的遗传信息虽然和真核生物的不同，都是贮存在DNA大分子中，但原核生物的DNA却不像真核生物那样为膜包围成为一个明确的细胞核。此外，原核生物细胞中也缺少由膜包围的其他细胞器（如线粒体和叶绿体）和沟通并协调细胞内部生命活动的内质网络。近年来，用新发展核酸测序技术，分析了各类微生物的16SrRNA序列，提出了被称为第三型生物的古细菌（archaebacteria），与真细菌（eubacteria）和真核生物并列。它们的细胞结构虽然基本上类似原核细胞，但又有许多类似真核细胞的生理性状，因而改变了人们对生物进化和系统发育的观念。此外，非细胞的、原核的和真核的生物结构差异的研究，也为应用微生物学提供了理论基础。各种抗生素防治人类、其它动物和植物的各种传染病的作用机制，就是在研究不同生物细胞的结构和功能的基础上发展起来的。

2.1 微生物细胞的化学组成

2.1.1 生物元素

组成细胞的化学元素，称为生物元素（bioelements）。在自然界常见的90多种化学元素中，只有约20种元素参与生命活动，其中包括：C、H、O、N、P、S、Na、K、Mg、Mn、Ca、Cl、Fe、Zn、Cu、Co、Ni、Mo、Se和W。前6种元素组成细胞的有机化合物和水；中间6种，或以离子游离于细胞质中，或与有机酸化合成易被解离的盐类；其余的生物元素则分别组成各种酶的辅基，它们在细胞中的含量甚微，通常称为微量元素。

2.1.2 研究方法

以下扼要介绍一些研究细胞化学组成的方法，更详尽的方法，请参阅本章后面所列出的文献。

细胞鲜重、干重和含水量测定 在液体培养基中培养的微生物，经过滤或离心收集菌体细

注：本章的图均由北京农业大学微生物专业顾耀祖老师帮助绘制，特此致谢。

胞,洗净附在细胞表面的残留培养基,并尽量吸去细胞外所附着的水分,然后称重,即得细胞的鲜重(fresh weight),以每升培养液中所含有的细胞鲜重(g/l)表示。由于细胞在收集过程中会聚集成团,细胞与细胞之间的水分难以除去,因此,用上述方法所测得的细胞鲜重往往比实际的重量要高(一般约高出10%)。细胞之间的水可用加入同位素标记的蛋白质的方法,加以测量,因为蛋白质不能掺入细胞,只是溶于细胞外围的水中,测定细胞团的放射活性,可以推算出细胞外围的水量。

将一定重量的鲜细胞,在105℃高温下,或在低温(60℃)真空下干燥至恒重,测出细胞干重(dry weight),通常以g/l或mg/ml表示。大肠杆菌在适合的培养条件下,每升培养液可产生25—30g干细胞(相当于 2×10^{11} 细胞/ml)。酵母菌可产生40g以上干细胞。近年来,采用高密度培养技术,可达到120g/l干酵母的产量。

(鲜重-干重)/鲜重 $\times 100\%$,即为含水量(water content),以鲜重的百分率表示。生活细胞中含有大量的水,约占鲜重的70%—90%。一般单细胞微生物,如细菌和酵母菌的含水量(分别为70%—80%和75%—85%)较丝状真菌细胞的含水量(85%—90%)低。休眠孢子的含水量都较低,细菌芽孢的含水量约为40%,曲霉的分生孢子的含水量只有20%,可见水和细胞的生理活性密切相关。

无机元素分析 分析细胞中各种元素的含量,不仅能反映原生质的化学组成,也涉及细胞中的贮存物质。后者的含量,常因微生物和培养条件的不同而有变化,分析结果往往不易重复。

碳的含量(测燃烧时所放出的 CO_2 量)在各种微生物细胞中都比较恒定,大都占细胞干重的 $50\% \pm 5\%$ 。氮在单细胞微生物中的含量(8%—15%)高于在丝状真菌细胞中的含量(5%)。通常所采用的Kjeldahl定氮法,只能测出细胞中的氨态氮,测不出硝态氮或偶氮中的氮,也测不出嘌呤和嘧啶环中的氮。用同位素标记测定法比较精确,其测定值要比用Kjeldahl法所测出的数值高。用同位素标记法测大肠杆菌的含氮量为154mgN/g(干细胞),即相当于细胞干重的15.4%。氢和氧的含量由燃烧时所产生的水推算,氢约占细胞干重的10%,氧占20%。

除上述的碳、氮、氢和氧四种元素外,其他矿质元素总共约占细胞干重的3%—5%,当将细菌细胞在550℃高温马福炉中焚化后,这些矿质元素以氧化物的形式残留于灰分(ash)中。在灰分中,磷的含量最高,约占灰分的50%,相当于细胞干重的3%,其中,65%的磷存在于核酸中;15%存在于磷脂中;20%存在于可溶的小分子有机化合物(主要是磷酸脂类)中。硫约占大肠杆菌细胞干重的1%,其中,75%以半胱氨酸和蛋氨酸的形式存在于蛋白质中;其余的25%则存在于酸溶部分中,主要是谷胱甘肽和含硫的辅酶(如辅酶A,硫胺素焦磷酸、硫辛酸和生物素等)。在硫细菌细胞中硫的含量往往甚高,有的硫细菌当氧化 H_2S 时会在细胞中积累硫的颗粒。

在金属元素中,钠、钾、钙、镁和锰,或以离子游离于细胞中,或组成易被解离的有机盐类。钠的含量易随培养基中钠的浓度而波动。钠、钾与渗透调节有关。镁和锰是许多酶的激活剂,镁也是蓝细菌和光合细菌叶绿素的组成成分。铁通常结合在大分子中,如触酶和细胞色素血红素辅酶中含有铁,铁硫蛋白中也含有铁。此外,在铁细菌细胞外常沉积有大量的氢氧化铁。在硅藻的细胞壁中积累有大量的硅。

其它的生物元素在细胞中的含量则甚微,它们大多组成各种酶的辅基,如锌组成许多脱

氢酶和核酸聚合酶的辅基；铝是固氮酶活性中的组成元素，硝酸还原酶中也含有铝，钴是维生素B₁₂辅酶的成分；铜存在于细胞色素氧化酶中；谷胱甘肽过氧化物酶中含有硒。

表2-1列出组成大肠杆菌细胞的主要元素的大致含量。

表 2-1 大肠杆菌细胞中主要元素大致含量

元 素	占细胞干重(%)
C	50
O	20
N	14
H	8
P	3
S	1
K	1
Na	1
Ca	0.5
Mg	0.5
Fe	0.5
其他	0.3

生物分子的分离 由上述各种生物元素所组成的细胞有机化合物称为生物分子(biomolecules)，以区别于非生物来源的有机化合物。根据生物分子的大小，分为大分子(macromolecules)和小分子(small molecules)两大类。前者的分子量介于 10^3 — 10^6 ，其中包括蛋白质、核酸、多糖和脂类。脂类的分子量虽然较小(75—1500)，但因为它们常与其他生物大分子结合为复合物，参与细胞结构，一般也列入大分子中。各种大分子常常彼此以非共价键或共价键结合，组成超分子(supermolecules)，并装配成各种亚细胞结构，如细胞壁、细胞质膜、细胞核、核蛋白体、线粒体和叶绿体等。细胞中大量的蛋白质都是酶，它们或溶于细胞质中，或结合在膜上，催化着各种生化反应。有些多糖和脂类则以贮存物质颗粒存在于细胞中。小分子的分子量在500以下，主要的是一些组成生物大分子的单体，如氨基酸、核苷酸、脂肪酸和甘油等，此外，还有代谢中间产物，如丙酮酸、柠檬酸、苹果酸等有机酸，维生素以及各种次级代谢产物(如抗生素、毒素和色素等)，它们或分泌于细胞外，或存留在细胞中。

通常采用10%三氯醋酸在低温(0—4℃)下浸提细胞，小分子可溶于冷三氯醋酸中，少于20个氨基酸的碱性肽和少于20个核苷酸的寡核苷酸也溶于冷三氯醋酸中。细胞中的小分子的含量不高，以大肠杆菌细胞为例，小分子约占细胞干重的5%—6%。生物大分子不溶于冷三氯醋酸。用有机溶剂可自酸不溶的部分中抽提出脂类。在大肠杆菌细胞中，脂类约占细胞干重的10%—15%。在芽孢杆菌(*Bacillus*)和某些细菌的细胞中。常含有大量的多聚 β -羟基丁酸。在分枝杆菌属(*Mycobacterium*)细胞中，含有特殊的蜡脂，其量可达细胞干重的10%。

用碱(0.5mol/L NaOH)可自酸不溶的残渣中抽提出RNA，平均占细胞干重的10%。用热的稀(5%)三氯醋酸可抽提出DNA。余下的残渣仍含有蛋白质和多糖。用酚水

抽提残渣，蛋白质溶于酚相，多糖溶于水相，但在酚—水界面仍含有一些蛋白质和多糖（肽聚糖）。

图2-1 绘出分离生物分子的简化流程。

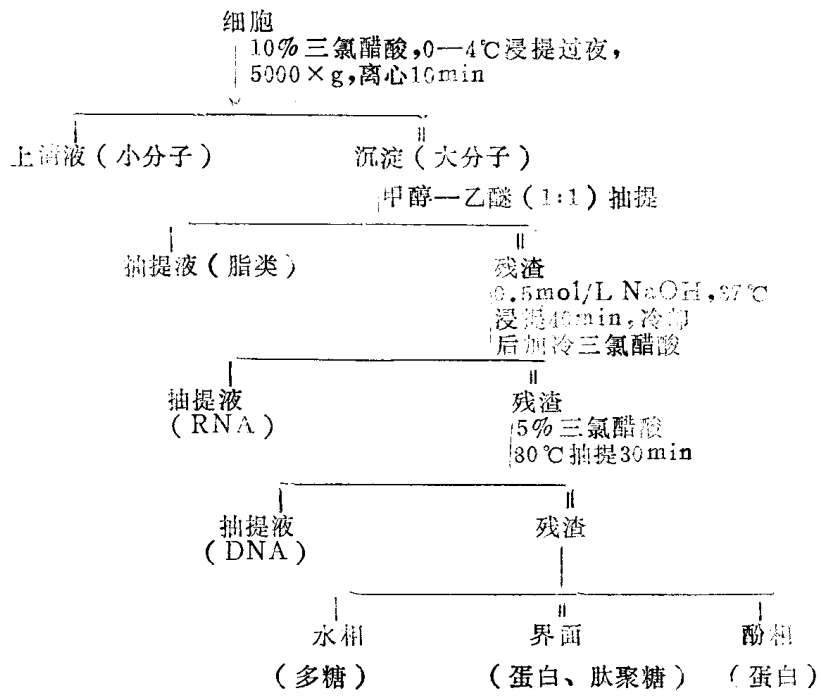


图 2-1 生物分子分离流程简图

表2-2列出快速生长的大肠杆菌细胞中各种物质的大致含量。虽然不甚精确，但可看出一个典型微生物细胞中各种物质的相对含量，这对了解细胞的化学组成和生理功能是有意义的。

表 2-2 大肠杆菌细胞物质的大致含量

细胞物质	占细胞鲜重%	占细胞干重%	大约分子数
水	70	—	1
蛋白质	15	50	3 000
核酸			
DNA	1	3.5	1
RNA	6	20	1 000
多糖	3	10	50
脂类	2	6.5	40
小分子	2	6.5	500
无机离子	1	3.5	12

2.2 细胞结构研究方法

上节所述细胞化学组成的分析，只能说明细胞是由哪些物质组成的以及它们的大致含量，但不能提供细胞结构和功能的信息。为了进一步了解是哪些物质组成了什么亚细胞结构