



教育部高等教育司推荐  
国外优秀生命科学教学用书

# Microbial Physiology

(fourth edition)



# 微生物生理学

(第4版) (中文版)

Albert G. Moat

John W. Foster 著

Michael P. Spector

李颖 文莹 关国华 等译

李季伦 宋大康 校



高等教育出版社  
Higher Education Press





ELSEVIER  
Microbiology

# Microbial Physiology

Fourth Edition



## 微生物生理学

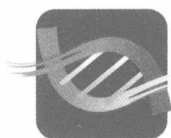
第四版 (中文译本)

David A. Stahl  
John M. Stahl  
Michael J. Sussman  
著 曹 德 强 王 建 伟 等译  
王 建 伟 校



ELSEVIER  
Microbiology

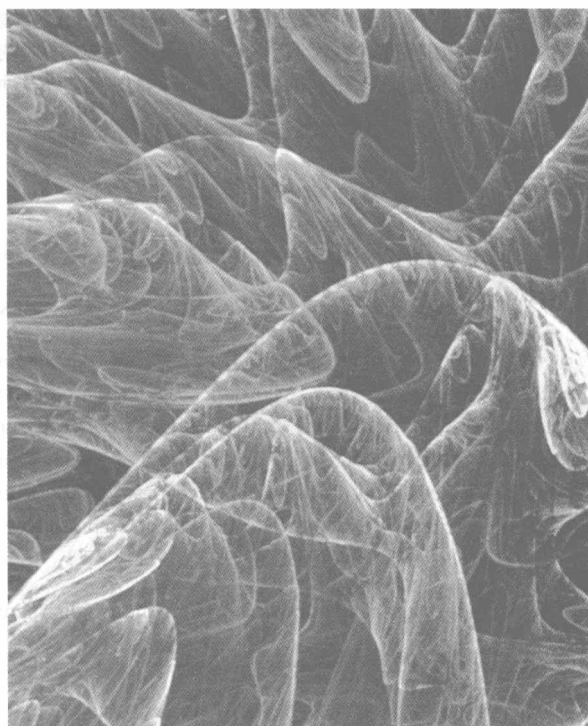




教育部高等教育司推荐  
国外优秀生命科学教学用书

# Microbial Physiology

(fourth edition)



## 微生物生理学

(第4版) (中文版)

Albert G. Moat

John W. Foster 著

Michael P. Spector

李颖 文莹 关国华 等译

李季伦 宋大康 校



高等教育出版社  
Higher Education Press



WILEY

## 内容简介

全书共分二十章,内容全面,编排新颖,清晰地反映了微生物生理学的各个研究层面。本书汇集了最新的研究内容,不仅详细阐述了微生物细胞结构、代谢、遗传和生长的特点,同时讨论了有关基因组和蛋白组方法学内容,还增加了微生物的应答、细菌的分化以及寄主与寄生微生物的互作等内容。本书可作为大学本科生、研究生的教材,也可作为微生物学和相关领域研究人员的参考书。

图字:01-2005-0885号

MICROBIAL PHYSIOLOGY Fourth Edition

Albert G. Moat John W. Foster Michael P. Spector

Copyright © 2002 by Wiley-Liss, Inc., New York. All rights reserved.

No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system or transmitted in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording, scanning or otherwise, except as permitted under Sections 107 or 108 of the 1976 United States Copyright Act, without either the prior written permission of the Publisher, or authorization through payment of the appropriate per-copy fee to the Copyright Clearance Center, 222 Rosewood Drive, Danvers, MA 01923, (978) 750-8400, fax (978) 750-4744. Requests to the Publisher for permission should be addressed to the Permissions Department, John Wiley & Sons, Inc., 605 Third Avenue, New York, NY 10158-0012, (212)850-6011, fax (212)850-6008, E-mail: PERMREQ@WILEY.COM.

All Rights Reserved. Authorized translation from the English language edition published by John Wiley & Sons, Inc.

## 图书在版编目(CIP)数据

微生物生理学:第4版:中文版/(美)毛特(Moat, A. G.), (美)福斯特(Foster, J. W.), (美)斯佩克特(Spector, M. P.)著;李颖等译. —北京:高等教育出版社, 2009.8

书名原文:Microbial Physiology (Fourth Edition)

ISBN 978-7-04-018145-6

I. 微… II. ①毛… ②福… ③斯… ④李…  
III. 微生物学:生理学-高等学校-教材 IV. Q935

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2009)第 017386 号

策划编辑 李光跃 责任编辑 田 军 封面设计 张 楠 责任绘图 尹 莉  
版式设计 张 岚 责任校对 殷 然 责任印制 韩 刚

出版发行 高等教育出版社  
社 址 北京市西城区德外大街 4 号  
邮政编码 100120  
总 机 010-58581000

经 销 蓝色畅想图书发行有限公司  
印 刷 北京中科印刷有限公司

开 本 850×1168 1/16  
印 张 31.25  
字 数 950 000

购书热线 010-58581118  
免费咨询 800-810-0598  
网 址 <http://www.hep.edu.cn>  
<http://www.hep.com.cn>  
网上订购 <http://www.landaco.com>  
<http://www.landaco.com.cn>  
畅想教育 <http://www.widedu.com>

版 次 2009 年 8 月第 1 版  
印 次 2009 年 8 月第 1 次印刷  
定 价 47.90 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 18145-00

## 翻译人员

译者 (按姓氏笔画排列)

|     |     |     |     |     |
|-----|-----|-----|-----|-----|
| 王颖  | 王磊  | 王永星 | 文莹  | 田杰生 |
| 朱瑞艳 | 刘枫  | 关国华 | 李颖  | 李季伦 |
| 杨光  | 宋大康 | 陈芝  | 陈文峰 | 姜伟  |
| 潘森  |     |     |     |     |

校稿 李季伦 宋大康

## 前言

自本书第三版问世以来,微生物生理学领域以不可思议的速度迅速扩展。用以研究不断扩大范围的微生物界的分子遗传学和生理学的高新技术的发展和实施,促使我们编写本书的第四版。为了说明在微生物生理学中发生的重大进展,我们认为有必要对本书加以重排、分开和增加新的资料。在编写本版的过程中,我们既忠实于“Moat 笔记”的第一版及其随后版本的宗旨,不但力图以大学生和低年级研究生为学习对象,而且也为微生物生理学家们提供充分有用的细节。新版仍延续了本书的传统,论述了多种微生物的生理学,不仅限于大肠杆菌。我们对细菌结构、中间代谢、遗传和生长等章节进行了更新,并增加了被新一代的微生物生理学家所应用的基因组和蛋白组学的章节。我们对微生物的胁迫应答和细菌分化两章进行了改编、更新和扩展,并增加了寄主和寄生物之间相互关系一章,将微生物生理学和微生物致病性联系了起来。我们希望使进入本领域的高年级大学生或在本领域已工作四十年的教授更好地欣赏微生物生理学的文雅简明和错综复杂,同时意识到仍有许多知识需要进一步学习。

作者们感谢许多学生、同事和家人对我们完成这一新版给予的帮助和鼓励。我们特别感激允许我们引用图表或说明以及/或提供用于编写本书的原始资料的那些朋友们。

ALBERT G. MOAT  
JOHN W. FOSTER  
MICHAEL P. SPECTOR

# 目 录

|                         |    |                          |    |
|-------------------------|----|--------------------------|----|
| 第 1 章 微生物生理学导论 .....    | 1  | RNA 加工 .....             | 36 |
| 大肠杆菌范例 .....            | 1  | 蛋白质的合成:翻译 .....          | 38 |
| 细胞结构 .....              | 1  | 转移 RNA .....             | 39 |
| 细胞表面 .....              | 1  | tRNA 的负载 .....           | 41 |
| DNA、RNA 和蛋白质的合成 .....   | 4  | 核糖体的结构及合成 .....          | 41 |
| 代谢和遗传的调节 .....          | 6  | 多肽合成的起始 .....            | 44 |
| 微生物遗传学 .....            | 7  | 延伸 .....                 | 45 |
| 化学合成 .....              | 7  | 肽键的形成 .....              | 47 |
| 化学组成 .....              | 7  | 转运 .....                 | 47 |
| 能量 .....                | 8  | 终止 .....                 | 47 |
| 氧化还原与发酵 .....           | 8  | 翻译后加工 .....              | 48 |
| 氮的同化 .....              | 12 | 无义密码子何时变为有义密码子 .....     | 48 |
| 专题 .....                | 12 | 转录与翻译偶联 .....            | 48 |
| 内生孢子 .....              | 12 | 蛋白质折叠与分子伴侣 .....         | 49 |
| 生长 .....                | 12 | 折叠时期 .....               | 49 |
| 连续培养 .....              | 14 | 细胞质外的蛋白折叠与分子伴侣机制 .....   | 50 |
| 影响生长的因子 .....           | 14 | 质量控制 .....               | 50 |
| 营养 .....                | 14 | 蛋白质运输 .....              | 50 |
| 氧气 .....                | 15 | 整合膜蛋白的插入和周质蛋白的外运 .....   | 51 |
| 二氧化碳 .....              | 16 | 跨外膜蛋白的分泌 .....           | 53 |
| 极端微生物 .....             | 16 | 蛋白质降解 .....              | 55 |
| 微生物的胁迫反应 .....          | 16 | 异常蛋白的降解 .....            | 55 |
| 小结 .....                | 17 | 依赖能量的蛋白酶 .....           | 56 |
| 第 2 章 大分子的合成与加工:DNA、RNA |    | 影响核酸和蛋白质合成的抗生素 .....     | 58 |
| 和蛋白质的合成 .....           | 18 | 影响 DNA 代谢的物质 .....       | 58 |
| DNA 的结构 .....           | 18 | 影响转录的药物 .....            | 60 |
| 细菌的拟核 .....             | 20 | 影响翻译的药物 .....            | 60 |
| REP 元件 .....            | 23 | 文献目录 .....               | 64 |
| DNA 复制 .....            | 24 | 第 3 章 细菌遗传学:DNA 交换、重组、突变 |    |
| DNA 复制是双向和半保留的 .....    | 24 | 和修复 .....                | 67 |
| DNA 聚合酶以二聚体行使功能 .....   | 25 | 原核生物遗传信息的转移 .....        | 67 |
| DNA 复制的模式 .....         | 26 | 质粒 .....                 | 67 |
| DNA 复制的起始 .....         | 27 | 分配 .....                 | 68 |
| DNA 复制的终止和染色体的分离 .....  | 30 | 不相容性 .....               | 68 |
| RNA 的合成:转录 .....        | 31 | 非接合的、可移动的质粒 .....        | 69 |
| RNA 合成 .....            | 31 | 抗性质粒 .....               | 69 |
| RNA 转换 .....            | 35 | 其它细菌属的质粒 .....           | 69 |

|                                              |            |                                                                                   |            |
|----------------------------------------------|------------|-----------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 质粒的复制 .....                                  | 69         | DNA 测序 .....                                                                      | 117        |
| 沉溺模块:杀死宿主保存质粒: <i>ccd</i> 基因 .....           | 72         | 网络科学:DNA 序列分析的网络工具 .....                                                          | 118        |
| 接合 .....                                     | 72         | 基因置换 .....                                                                        | 119        |
| F 因子 .....                                   | 72         | 基因列阵 .....                                                                        | 119        |
| 顺/反互补实验 .....                                | 77         | 蛋白组学 .....                                                                        | 120        |
| 肠球菌的接合和信息素 .....                             | 77         | 传统方法 .....                                                                        | 123        |
| 接合作用、细胞间的信号和细菌诱导的肿瘤 .....                    | 79         | 搜寻突变体 .....                                                                       | 123        |
| 转化 .....                                     | 79         | 转录和翻译基因的融合(报告基因) .....                                                            | 123        |
| 革兰氏阳性细菌的转化 .....                             | 80         | 聚合酶链式反应 .....                                                                     | 124        |
| 革兰氏阴性菌的转化 .....                              | 82         | DNA 迁移率位移(凝胶位移和超位移) .....                                                         | 125        |
| 转染和被动的感受态 .....                              | 83         | 通过引物延伸寻找转录的起始点 .....                                                              | 126        |
| 转导 .....                                     | 83         | 用 Southern、Northern、Western 和<br>Southwestern 印迹检测 DNA、RNA、<br>蛋白和 DNA 结合蛋白 ..... | 127        |
| 重组 .....                                     | 85         | 双杂交分析 .....                                                                       | 128        |
| 一般性重组 .....                                  | 85         | 小结 .....                                                                          | 131        |
| 重组的遗传学 .....                                 | 88         | 文献目录 .....                                                                        | 131        |
| 限制和修饰 .....                                  | 88         | <b>第 5 章 原核生物基因表达的调节</b> .....                                                    | <b>132</b> |
| 插入序列和转座因子 .....                              | 92         | 转录控制 .....                                                                        | 132        |
| 转座子 Tn10 .....                               | 95         | DNA 结合蛋白 .....                                                                    | 134        |
| 转座子 Tn3 .....                                | 95         | 乳糖操纵元:一个基因表达的范例 .....                                                             | 134        |
| 接合型转座 .....                                  | 96         | 分解代谢物控制:感知能量状态 .....                                                              | 137        |
| 进化的思考 .....                                  | 97         | I 型和 II 型 CRP 依赖的基因 .....                                                         | 139        |
| 整合子 .....                                    | 97         | 分解代谢物阻遏/激活蛋白 Cra .....                                                            | 140        |
| 突变形成 .....                                   | 97         | 分解代谢物控制:革兰氏阳性菌范例 .....                                                            | 140        |
| 自发突变 .....                                   | 98         | 半乳糖操纵元:Hu 辅助的 DNA 环化 .....                                                        | 141        |
| 突变事件的本质 .....                                | 99         | 阿拉伯糖操纵元:一种调节子,两种功能 .....                                                          | 142        |
| 抑制子突变 .....                                  | 101        | 衰减控制 .....                                                                        | 144        |
| DNA 修复系统 .....                               | 101        | 转录衰减机制 .....                                                                      | 144        |
| 光复活作用 .....                                  | 103        | 翻译衰减控制: <i>pyrC</i> 策略 .....                                                      | 148        |
| 核苷酸切除修复 .....                                | 103        | 膜介导的调节: <i>put</i> 系统 .....                                                       | 148        |
| 转录偶联修复 .....                                 | 104        | 基因表达重组调节(鞭毛相变) .....                                                              | 149        |
| 甲基化指导错配修复 .....                              | 104        | 翻译的阻遏 .....                                                                       | 150        |
| 极短补丁的错配修复 .....                              | 105        | 受分子劫持的抗 $\sigma$ 因子调节 .....                                                       | 150        |
| DNA 糖基化酶和碱基切除修复 .....                        | 105        | 滴定一个转录后的调节子:CsrA/CsrB 碳贮存<br>调节群 CsrA/CsrB .....                                  | 152        |
| 对甲基化和乙基化试剂的适应性反应 .....                       | 107        | 全局控制网络 .....                                                                      | 154        |
| 复制后子链缺口修复 .....                              | 108        | 与环境的交流:双组分调节系统 .....                                                              | 154        |
| SOS 诱导的修复 .....                              | 108        | 氮同化和固氮的调节:整合生化和遗传控制的<br>例子 .....                                                  | 157        |
| 复制的重新启动 .....                                | 110        | 磷酸盐吸收:运输和双组分调节系统间的交流 .....                                                        | 160        |
| 适应性突变 .....                                  | 111        | 群体感应:细菌之间如何交谈 .....                                                               | 161        |
| 文献目录 .....                                   | 112        | 蛋白水解的控制 .....                                                                     | 162        |
| <b>第 4 章 基因组时代的微生物生理学:一个<br/>变革的故事</b> ..... | <b>116</b> |                                                                                   |            |
| 基因组和蛋白组的工具 .....                             | 116        |                                                                                   |            |
| 克隆一个基因组 .....                                | 116        |                                                                                   |            |

|                                          |            |                                    |            |
|------------------------------------------|------------|------------------------------------|------------|
| 小结 .....                                 | 162        | 真核细胞的纤毛和鞭毛 .....                   | 220        |
| 文献目录 .....                               | 163        | 细菌(原核生物)的鞭毛 .....                  | 221        |
| <b>第 6 章 噬菌体遗传 .....</b>                 | <b>165</b> | 趋化性 .....                          | 225        |
| 细菌噬菌体的一般特征 .....                         | 165        | 爬行运动性 .....                        | 228        |
| T4 噬菌体 .....                             | 169        | 螺旋体的运动性 .....                      | 230        |
| 结构 .....                                 | 169        | 滑行运动 .....                         | 231        |
| T4 噬菌体基因表达的一般模式 .....                    | 169        | 菌毛或伞毛 .....                        | 232        |
| T4 基因组 .....                             | 173        | 文献目录 .....                         | 234        |
| $\lambda$ 噬菌体 .....                      | 176        | <b>第 8 章 糖代谢的中心途径 .....</b>        | <b>239</b> |
| 裂解-溶原化的决定 .....                          | 177        | 糖代谢的替代途径 .....                     | 240        |
| 转录 .....                                 | 178        | 果糖二磷酸醛缩酶途径 .....                   | 240        |
| Cro 与 CI 阻遏子的功能和 $O_L$ 与 $O_R$ 的结构 ..... | 178        | 葡萄糖利用的替代途径 .....                   | 242        |
| 阻遏子合成的建立 .....                           | 179        | Entner-Doudoroff 或葡糖酮酸途径 .....     | 242        |
| 整合与切除的控制 .....                           | 180        | 磷酸解酮酶途径 .....                      | 244        |
| 被 <i>sib</i> 负反向调控的 <i>int</i> .....     | 181        | 氧化戊糖磷酸循环 .....                     | 245        |
| $\lambda$ 噬菌体的复制 .....                   | 181        | 糖异生作用 .....                        | 247        |
| $\mu$ 噬菌体:转座作为一种生活方式 .....               | 182        | 调节 .....                           | 247        |
| $\phi$ X174 .....                        | 186        | 糖原合成 .....                         | 247        |
| 小结 .....                                 | 188        | 三羧酸循环 .....                        | 248        |
| 文献目录 .....                               | 188        | 乙醛酸循环 .....                        | 251        |
| <b>第 7 章 细胞结构与功能 .....</b>               | <b>190</b> | 文献目录 .....                         | 252        |
| 真核生物的细胞核 .....                           | 190        | <b>第 9 章 能量产生和代谢物的运输 .....</b>     | <b>253</b> |
| 细菌的拟核 .....                              | 192        | 能量产生 .....                         | 253        |
| 核小体 .....                                | 194        | 底物水平磷酸化 .....                      | 254        |
| 线粒体 .....                                | 196        | 氧化磷酸化 .....                        | 255        |
| 微生物的细胞表面 .....                           | 197        | PMF 的测定 .....                      | 256        |
| 真核生物的细胞表面 .....                          | 197        | 电子传递系统 .....                       | 256        |
| 原核生物的细胞表面 .....                          | 198        | 无氧呼吸 .....                         | 259        |
| 细菌的表面层 .....                             | 198        | PMF 转化为能量 .....                    | 260        |
| 细菌细胞壁的肽聚糖 .....                          | 199        | $F_1F_0$ 的结构和 <i>atp</i> 操纵元 ..... | 260        |
| 肽聚糖(胞壁质)水解酶 .....                        | 201        | 能的产量 .....                         | 261        |
| 肽聚糖(胞壁质)的合成 .....                        | 201        | 嗜碱菌中 ATP 的产生 .....                 | 262        |
| 磷壁酸和脂磷壁酸 .....                           | 205        | 化能无机营养细菌中的能量学 .....                | 262        |
| 革兰氏阴性细菌的外膜 .....                         | 207        | pH 体内平衡 .....                      | 263        |
| 脂多糖生物合成 .....                            | 210        | 代谢物的运输 .....                       | 264        |
| 肠杆菌的共同抗原 .....                           | 213        | 促进扩散 .....                         | 264        |
| 细胞质膜 .....                               | 213        | 力敏感通道 .....                        | 264        |
| 渗透与转运 .....                              | 214        | ATP-结合盒式转运蛋白家族 .....               | 265        |
| 周质 .....                                 | 214        | 化学渗透-驱动运输 .....                    | 266        |
| 其它的膜器官 .....                             | 214        | 离子梯度的建立 .....                      | 266        |
| 荚膜 .....                                 | 215        | 专一的运输系统 .....                      | 267        |
| 微生物的生物膜 .....                            | 220        | ATP-连接的离子驱动泵 .....                 | 267        |
| 运动器官 .....                               | 220        | 组氨酸通透酶 .....                       | 268        |

|                                  |            |                                 |            |
|----------------------------------|------------|---------------------------------|------------|
| 铁 .....                          | 268        | 烷基醚 .....                       | 322        |
| 磷酸转移酶系统 .....                    | 269        | 磷脂(磷酸甘油酯) .....                 | 322        |
| 小结 .....                         | 270        | 糖脂 .....                        | 322        |
| 文献目录 .....                       | 271        | 脂肪酸的生物合成 .....                  | 324        |
| <b>第 10 章 除葡萄糖外其它底物的代谢 .....</b> | <b>272</b> | 磷脂的生物合成 .....                   | 327        |
| 除葡萄糖外其它糖类的利用 .....               | 272        | 脂肪酸的降解 .....                    | 329        |
| 乳糖 .....                         | 272        | 类异戊二烯的生物合成 .....                | 330        |
| 半乳糖 .....                        | 273        | 文献目录 .....                      | 334        |
| 麦芽糖 .....                        | 273        | <b>第 14 章 氮代谢 .....</b>         | <b>336</b> |
| 甘露醇 .....                        | 274        | 生物固氮 .....                      | 336        |
| 海藻糖和鼠李糖 .....                    | 275        | 固氮过程 .....                      | 338        |
| 蜜二糖、蜜三糖、水苏糖和瓜尔豆胶 .....           | 276        | 固氮酶系统内的各种组分 .....               | 339        |
| 果胶和醛己糖醛酸途径 .....                 | 277        | 共生固氮 .....                      | 341        |
| 纤维素降解 .....                      | 277        | 无机氮代谢 .....                     | 344        |
| 淀粉、糖原及其相关化合物 .....               | 280        | 无机氮的同化 .....                    | 347        |
| 芳香族化合物的代谢 .....                  | 283        | 氨基酸的一般反应 .....                  | 348        |
| 文献目录 .....                       | 285        | 氨基酸脱羧酶 .....                    | 348        |
| <b>第 11 章 发酵途径 .....</b>         | <b>287</b> | 氨基酸脱氨酶 .....                    | 349        |
| 发酵平衡 .....                       | 287        | 氨基酸转氨酶 .....                    | 350        |
| 酵母发酵 .....                       | 289        | 氨基酸消旋酶 .....                    | 352        |
| 产生乳酸的发酵 .....                    | 290        | 5-磷酸吡哆醛在氨基酸酶促反应中的作用 .....       | 352        |
| 产生丁酸及溶媒的发酵 .....                 | 295        | Stickland 反应 .....              | 353        |
| 混合酸型发酵 .....                     | 297        | 文献目录 .....                      | 354        |
| 丙酸发酵 .....                       | 299        | <b>第 15 章 氨基酸的生物合成与代谢 .....</b> | <b>356</b> |
| 乙酸发酵 .....                       | 301        | 谷氨酸或者 $\alpha$ -酮戊二酸族氨基酸 .....  | 356        |
| 文献目录 .....                       | 302        | 谷氨酰胺和谷胱甘肽的合成 .....              | 356        |
| <b>第 12 章 光合作用和无机物代谢 .....</b>   | <b>304</b> | 脯氨酸途径 .....                     | 357        |
| 自养微生物的特性和代谢 .....                | 305        | 氨基酮戊酸的合成 .....                  | 357        |
| 光合细菌和蓝细菌 .....                   | 305        | 精氨酸途径 .....                     | 358        |
| 自养微生物的二氧化碳固定和光合作用机制 .....        | 306        | 多胺的生物合成 .....                   | 361        |
| 氢细菌 .....                        | 310        | 赖氨酸合成的 $\alpha$ -酮己二酸途径 .....   | 362        |
| 硝化细菌 .....                       | 310        | 天冬氨酸族和丙酮酸族 .....                | 364        |
| 硫细菌 .....                        | 310        | 天冬酰胺的合成 .....                   | 364        |
| 铁细菌 .....                        | 311        | 天冬氨酸族的合成途径 .....                | 365        |
| 甲基营养菌 .....                      | 312        | 细菌的赖氨酸合成途径 .....                | 365        |
| 产甲烷菌 .....                       | 313        | 苏氨酸、异亮氨酸和甲硫氨酸的形成 .....          | 366        |
| 文献目录 .....                       | 315        | 异亮氨酸、缬氨酸和亮氨酸的生物合成 .....         | 368        |
| <b>第 13 章 脂质与甾醇 .....</b>        | <b>317</b> | 天冬氨酸族氨基酸合成的调控 .....             | 369        |
| 微生物的脂质组成 .....                   | 317        | 丝氨酸-甘氨酸族氨基酸 .....               | 370        |
| 直链脂肪酸 .....                      | 319        | 氨基酮戊酸和四吡咯的生物合成途径 .....          | 371        |
| 支链脂肪酸 .....                      | 319        | 芳香族氨基酸途径 .....                  | 372        |
| 含环脂肪酸 .....                      | 320        | 苯丙氨酸、酪氨酸和色氨酸 .....              | 372        |
| 1-烯烷链醚(缩醛磷脂) .....               | 320        | 芳香族氨基酸合成的共同途径 .....             | 374        |

|                               |            |                                 |            |
|-------------------------------|------------|---------------------------------|------------|
| 形成酪氨酸和苯丙氨酸的途径 .....           | 376        | <b>第 19 章 细菌的分化 .....</b>       | <b>439</b> |
| <i>p</i> -氨基苯甲酸和叶酸的生物合成 ..... | 377        | 芽孢杆菌的芽孢形成 .....                 | 439        |
| 肠杆菌素的生物合成 .....               | 379        | 芽孢杆菌的生活周期 .....                 | 440        |
| 泛醌合成的途径 .....                 | 379        | 芽孢形成的阶段 .....                   | 440        |
| 甲基萘醌(维生素 K)的生物合成 .....        | 380        | 芽孢形成的生理和遗传学问题 .....             | 442        |
| 烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(NAD)的生物合成 .....    | 380        | 芽孢形成的基因 .....                   | 442        |
| 组氨酸的生物合成 .....                | 383        | 启始 .....                        | 443        |
| 文献目录 .....                    | 385        | 从阶段 II 向阶段 III 的转换 .....        | 445        |
| <b>第 16 章 嘌呤与嘧啶 .....</b>     | <b>388</b> | 前芽孢的发育 .....                    | 446        |
| 嘌呤的生物合成 .....                 | 389        | 芽孢形成的最后阶段 .....                 | 446        |
| 嘧啶的生物合成 .....                 | 392        | 芽孢皮层的合成 .....                   | 446        |
| 核苷酸、核苷和自由碱基之间的相互转化:           |            | 孢子衣蛋白的合成 .....                  | 447        |
| 补救途径 .....                    | 394        | 细菌芽孢的激活、萌发和长出 .....             | 448        |
| 嘌呤和嘧啶生物合成的调节 .....            | 395        | 激活 .....                        | 448        |
| 文献目录 .....                    | 398        | 萌发 .....                        | 448        |
| <b>第 17 章 细菌的细胞分裂 .....</b>   | <b>400</b> | 长出 .....                        | 450        |
| 革兰氏阴性杆菌的细胞分裂 .....            | 400        | 黏细菌的发育周期 .....                  | 451        |
| 革兰氏阳性球菌的细胞分裂 .....            | 407        | 黏细菌的生活周期 .....                  | 451        |
| 革兰氏阳性芽孢杆菌的细胞分裂 .....          | 411        | 聚集和子实体的形成 .....                 | 452        |
| 文献目录 .....                    | 413        | 黄色黏球菌发育的遗传学 .....               | 454        |
| <b>第 18 章 微生物的应激反应 .....</b>  | <b>417</b> | 柄杆菌属的分化 .....                   | 457        |
| 渗透胁迫和渗透调节 .....               | 417        | 新月柄杆菌的生活周期 .....                | 458        |
| 高渗透压 .....                    | 418        | 菌柄、固着器和鞭毛的结构、遗传和调控 .....        | 458        |
| 低渗透压 .....                    | 419        | 新月柄杆菌细胞周期的调控和关键控制点 .....        | 461        |
| 基因表达的渗透调节 .....               | 419        | 文献目录 .....                      | 462        |
| 有氧到厌氧的转换 .....                | 420        | <b>第 20 章 寄主-寄生物的相互作用 .....</b> | <b>466</b> |
| 甲酸盐硝酸盐调控 .....                | 422        | 寄主-寄生物关系的概述 .....               | 466        |
| 硝酸盐反应 .....                   | 423        | 参与寄主-寄生物相互作用的结构和功能 .....        | 467        |
| ArcAB 系统 .....                | 424        | 附着/定殖 .....                     | 467        |
| 氧化应激 .....                    | 424        | 致病毒力因子的分泌系统 .....               | 470        |
| 氧化应激反应的调控 .....               | 425        | 外毒素 .....                       | 473        |
| pH 胁迫和耐酸性 .....               | 427        | 群体感应 .....                      | 478        |
| 热胁迫和热休克反应 .....               | 428        | 细菌致病过程的若干范例 .....               | 481        |
| 营养胁迫和饥饿胁迫反应 .....             | 430        | 肠道病原性大肠杆菌 .....                 | 481        |
| 饥饿胁迫反应 .....                  | 430        | 肠道沙门氏菌的几种血清型 .....              | 482        |
| 严紧控制 .....                    | 431        | 单核细胞增生李斯特氏菌 .....               | 482        |
| 极端微生物 .....                   | 433        | 衣原体 .....                       | 483        |
| 小结 .....                      | 435        | 文献目录 .....                      | 483        |
| 文献目录 .....                    | 435        | <b>译者后记 .....</b>               | <b>487</b> |



# 第 1 章

## 微生物生理学导论

### 大肠杆菌范例 (THE *ESCHERICHIA COLI* PARADIGM)

微生物生理学是研究包括上千种不同微生物的庞大学科。当然,在一本书中难以试图将所有已知的知识都包括在内。但是,我们可用有限的少数微生物来说明本领域的关键概念以建立一个坚实的基础。本书有助于为进一步探究微生物生理学和遗传学打下基础。革兰氏阴性细菌大肠杆菌(*Escherichia coli*, *E. coli*)可作为范例。与大肠杆菌明显不同的,或利用另外的策略来完成类似的生化过程的其它微生物,也作为重要的范例包含在本书内。在这一章里,我们着重以 *E. coli* 为例来描绘微生物细胞的主要特征。我们的目的在于提供一个汇合点,以便于学生们能反复地观察微生物生理学的一个问题如何与另外的问题相关。每个主题的详细论述将在以后各章中提供。

### 细胞结构(CELL STRUCTURE)

任何初学微生物学的学生都知道,细菌可归纳为三种基本模式:球状(coccus)、杆状(bacillus)和螺旋状(spirillum)。它们不具备像真核微生物那样由膜包被的核,所以,它们是原核生物。除了上述细菌的基本类型外,还有较为特化的形式,可描述为出芽的(budding)、带鞘的(sheathed)和丝状的(mycelial)。图 1-1 表示一个典型的细菌(*E. coli*)细胞示意图。

#### 细胞表面(The Cell Surface)

介于微生物细胞与其外界环境之间的界面就是细胞表面。它保护细胞内部不受外界危害并维持细胞作为一个离散的实体的完整性。为完成这些功能,它必须是坚固的,但它同时也能使大分子物质进出细胞内外。这些大分子物质包括糖类(如葡萄糖)、维生素(如  $VB_{12}$ )、氨基酸、核苷酸以及输出到细胞外的蛋白质。不同微生物的细胞表面结构和组成有所不同。

**细胞壁(Cell Wall).** 1884 年,丹麦学者 Christian Gram 根据细菌细胞结晶紫染色后再经 95% 酒精脱色时,保留结晶紫的能力不同而发明了鉴别染色法。能保留染色的细菌细胞称为革兰氏染色阳性的。后来的研

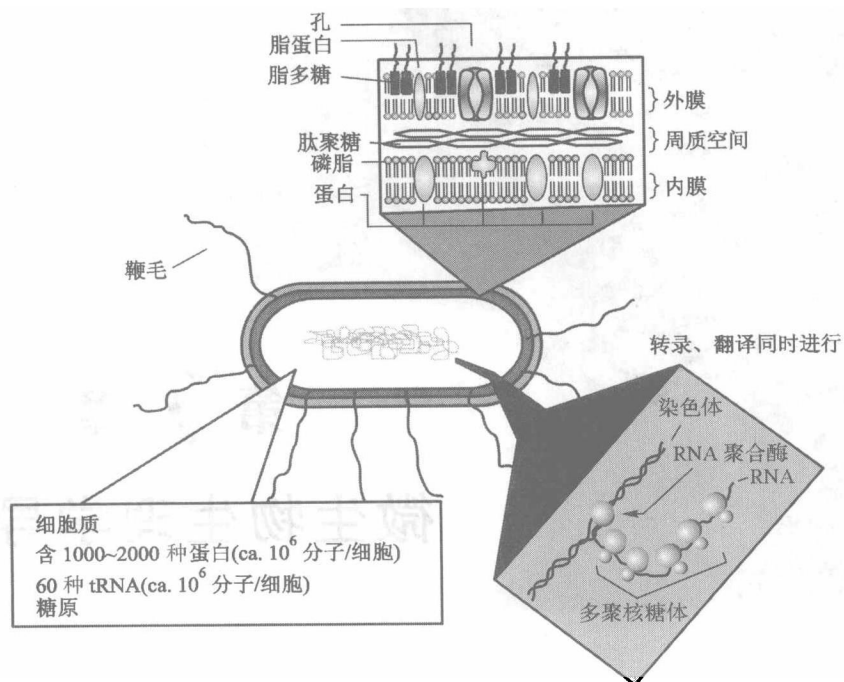


图 1-1 一个“典型的”细菌细胞——大肠杆菌 (*E. coli*) 的图示。细胞某些部分放大, 以示细节。

究指出了这个偶然的发现区分了两类基本不同类型的细菌细胞。革兰氏染色阴性的细菌细胞表面要比阳性的更为复杂。如图 1-2 所示, 革兰氏阳性的细胞表面有两个主要结构: 细胞壁和细胞膜。革兰氏阳性菌的细胞壁由多层肽聚糖组成, 它是由 *N*-乙酰葡萄糖胺 (NAG) 和 *N*-乙酰胞壁酸 (NAM) 单位交替组成的线状多聚体。一个短肽链与胞壁酸连接。细菌细胞壁的一个共同特性是在这些肽链之间有交联桥 (cross-bridge)。在革兰氏阳性的金黄色葡萄球菌 (*Staphylococcus aureus*) 中, 相邻肽链的交联率可接近 100%。相反, 在 *E. coli* (革兰氏阴性菌) 中, 交联率可低于 30% (图 1-3)。其它组分如脂磷壁酸 (只存在于革兰氏阳性菌中) 是在细胞膜表面合成并穿过肽聚糖层而伸展到外表面。

革兰氏阴性菌的细胞中肽聚糖通常是一单层。围绕在革兰氏阴性细胞的外膜是由磷脂类、脂多糖、酶

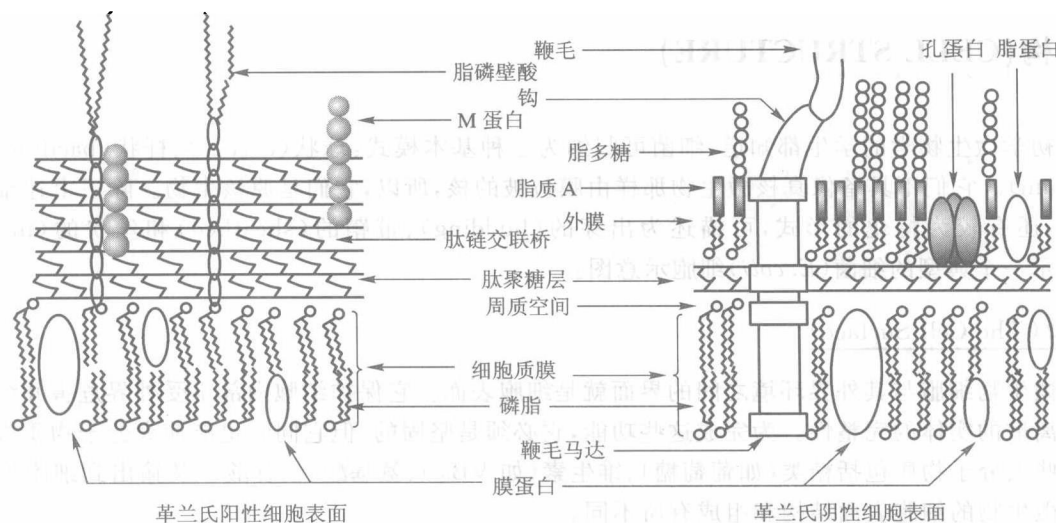


图 1-2 革兰氏阳性和阴性细菌细胞表面的组成。所示结构并非所有细菌都有。例如, M 蛋白是仅描述于某些链球菌的一种结构。另外, 并非所有细菌都有鞭毛。

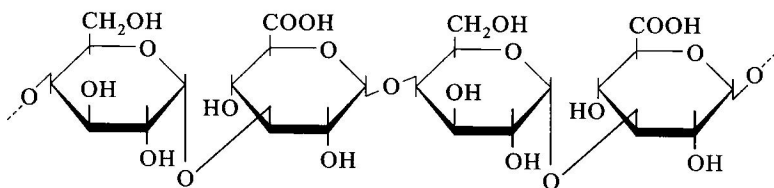
和其它蛋白(包括脂蛋白等)所组成。介于外膜和内膜之间的空间称为周质空间(periplasmic space),在周质中通常有一些酶或其它蛋白穿插其中(图1-2)。

**细胞膜(Membranes)**. 革兰氏阳性和革兰氏阴性细胞的细胞质膜均由双层脂质组成,其中含有磷脂、糖脂和各种蛋白。在细胞质膜中的蛋白质可以与膜厚度相当。有一些蛋白维持膜的结构,另一些则参与糖、氨基酸和其它代谢物的运输。

革兰氏阴性细胞的外膜主要成分是**脂多糖(LPS)**。LPS中含有用于鉴定革兰氏阴性细胞的重要组分:**O-抗原(O-antigen)**,它是由脂多糖的外端多糖链形成的。这种含有脂质的组分也显示**内毒素(endotoxin)**的活性——即当严重感染革兰氏阴性致病菌时所观察到的休克。细菌细胞表面还含有专一性的糖类或蛋白受体的位点以吸附**噬菌体(bacteriophages)**,它们是侵染细菌的病毒。噬菌体一旦附着在这些受体位点上就启动侵入细菌细胞。

革兰氏阳性菌和革兰氏阴性菌在营养物质跨膜运输及进入细胞的方式上也有所不同。革兰氏阳性菌的细胞质膜直接接近培养基;然而,化学物质和营养物质必须先通过革兰氏阴性菌的外膜然后再跨入细胞质膜。革兰氏阴性菌的外膜上常有蛋白三聚体形成的**孔(pores)**,它们可允许相当大的分子通过而进入周质空间。其后的跨过内膜或细胞质膜的运输在革兰氏阳性和革兰氏阴性菌中是相似的。

**荚膜(Capsules)**. 某些细菌的细胞能产生一**荚膜或黏液层(slime layer)**(图1-4)。荚膜由多糖(高相对分子质量的糖多聚体)或多肽(通常是D-氨基酸的多聚体)组成。肺炎链球菌(*Streptococcus pneumoniae*) III型的荚膜由葡萄糖和葡萄糖醛酸组成,两者之间通过 $\beta$ -1,3-和 $\beta$ -1,4-键相间连接。



有时这种荚膜多糖被称作肺炎链球菌多糖,是肺炎链球菌产生毒性的原因。而炭疽芽孢杆菌(*Bacillus anthracis*)所产生的荚膜多肽由D-谷氨酸亚单位组成,它是该菌的致病因子。

**运动器官(Organs of Locomotion)**. 许多微生物都能够运动。也就是说,它们能以一种协调的方式从一处移至另一处(尤其是在水环境中)。对于细菌来说,这种运动要借助于由简单的蛋白(鞭毛蛋白)组成螺旋状的器官,称为鞭毛。细菌鞭毛借助基体与细胞表面相连(图1-5a)。基体内有一个马达,它可转动鞭毛,驱使细菌在液体环境中游动。

**菌毛或纤毛(Pili or Fimbriae)**. 许多细菌还有比鞭毛短且硬的外部结构。菌毛往往吸附在细胞表面或寄生细胞内。这些结构称为菌毛(pili,来自拉丁文,意为“hair”)或纤毛(fimbriae,来自拉丁文,意为“fringe”)。这些附属物也来自位于细胞质膜中或位于细胞质膜内侧

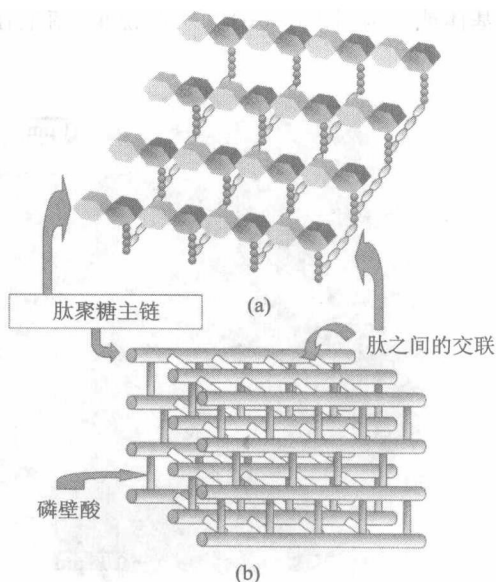


图1-3 细菌肽聚糖结构示意图。(a) 单层肽聚糖。颜色浅的六角体代表 NAG;颜色深的六角体代表 NAM;垂直排列的小球代表肽侧链;水平椭圆代表肽链之间的氨基酸交联桥。(b) 革兰氏阳性细胞壁中的多层肽聚糖示意图。长的水平棒示 NAG 和 NAM 链;短的水平棒示肽交联桥;垂直棒示磷酸。

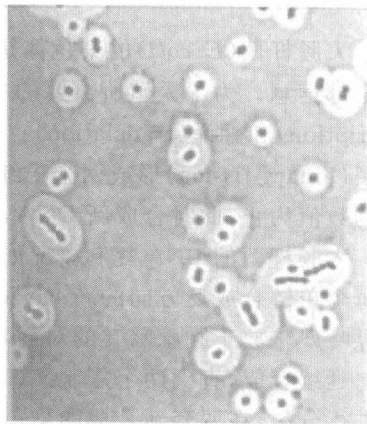


图1-4 肺炎链球菌(*Streptococcus pneumoniae*)的荚膜。

的基体或颗粒(图 1-5b)。一般说来,菌毛在细胞附着于表面或宿主细胞上起作用。

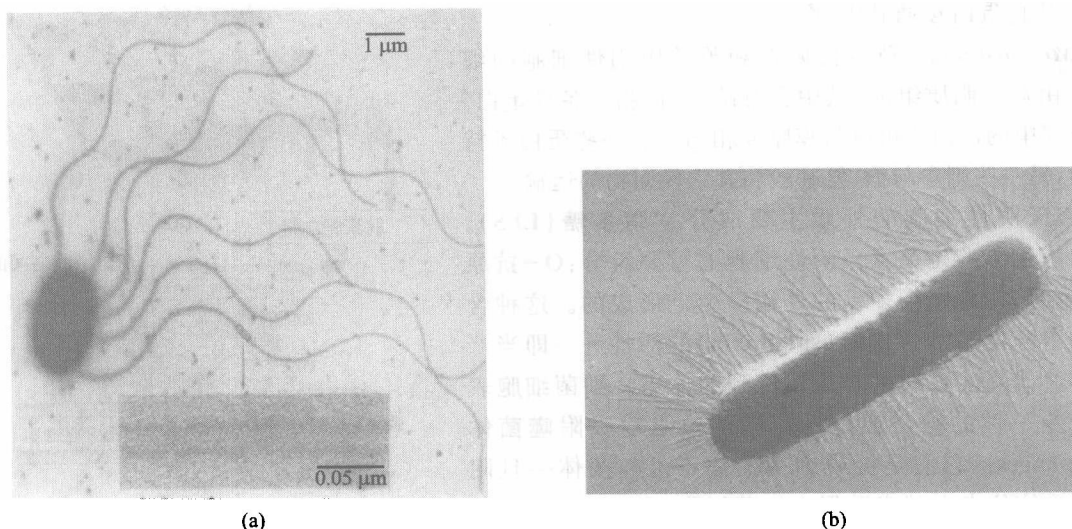


图 1-5 微生物的附属物。(a) *Salmonella typhimurium* 的鞭毛。(b) *E. coli* 的纤毛。(来源:纤毛图像由 Indigo 仪器公司(<http://www.indigo.com>)提供,该图已经该公司同意复制。

**核糖体 (Ribosomes)**. 所有细胞的细胞质内有一些可在电镜下观察到呈圆形的微小颗粒,这些小颗粒就是核糖体。核糖体内约含 65% 的 RNA 及 35% 的蛋白质(见图 1-1)。核糖体是氨基酸聚合成蛋白质的场所(即蛋白质合成)。高倍电镜下观察核糖体呈球形。在特定的制片中,核糖体相聚或在一条单链的信使 RNA(mRNA)分子上聚合成链状称为**多聚核糖体 (polyribosome)**,简称多聚体(polysome)。

当用蔗糖梯度离心法分析时可发现呈球形的核糖体颗粒,它的沉降系数为 70S(一个 Svedberg 单位表示在离心场中大分子的沉降速度,与该大分子的分子大小有关)。原核生物的核糖体可分成两个低分子量的组分:一个为 50S,另一个为 30S。只有完整的 70S 颗粒才在多肽合成中起作用。相比之下,真核生物的核糖体则与内质网相连,并且较大(80S),它们由 40S 和 60S 两个亚单位组成。70S 和 80S 核糖体的功能在蛋白质合成上是相同的。奇妙的是,真核生物线粒体中的核糖体的沉降系数为 70S,而不是预期的 80S 颗粒,因为线粒体可能是由内共生的原核细胞进化来的,这一假说已通过对细菌和线粒体的基因组的分析比较而得到支持。

### DNA、RNA 和蛋白质的合成 (SYNTHESIS OF DNA, RNA AND PROTEIN)

大肠杆菌(*E. coli*)的染色体是单个、环状、双链的 DNA 分子,其核苷酸序列编码细胞生长和结构所需的全部信息。为了繁殖所需要的主要分子事件是起始于染色体,包括 DNA 复制(replication)、转录(transcription)和翻译(translation)。在细菌中,复制涉及染色体 DNA 的精确两倍化(duplication)和通过**二分裂 (binary fission)**形成两个子细胞。在二分裂过程中,细胞生长直到质量(mass)对 DNA 的比值达到一定的数值为止,此时合成新 DNA,并在细胞中部形成横壁(cross-wall),最终分成两个子细胞。

大肠杆菌的**DNA 复制**概况如图 1-6 所示。双链 DNA 分子从特殊的起点(origin)开始解链,然后沿着每个单链合成反方向的新 DNA。参与复制的酶(**DNA 聚合酶**)在 DNA 复制时以一条母链作为模版,将腺嘌呤残基放于胸腺嘧啶的对面,将胞嘧啶残基放于鸟嘌呤的对面。新 DNA 链自起始点向两个相反的方向延续合成,直到两个复制叉(replication forks)在终点(terminus)相遇(距起始点 180°)为止。这时,细胞进行分裂,在两套新合成的染色体之间形成横壁(图 1-7)。注意,在子染色体开始分开时,染色体附着于细胞膜上,当染色体移向细胞末端中途时,裸露的染色体从膜上分离,然后以一种未知机制移向细胞两极。染色体隔离成两个子细胞之前,细胞要在中央先构建横壁以分成两个子代细胞(参见第 2 章“DNA 复



上面已提到,核糖体包含两个亚单位:30S 和 50S,每个亚单位都由一些特异的核糖体蛋白及核糖体的核糖核酸(rRNA)组成。rRNA 分子自身并不编码任何蛋白,但它们却在形成核糖体时作为骨架支持蛋白质。核糖体借助于阅读三个核苷酸(称为**三联体密码子**)为一个特定的氨基酸而将 mRNA 翻译成蛋白质。为核糖体所用的每种氨基酸首先必须连接在一个与该氨基酸专一性结合的连接物(adaptor)即**转移 RNA**(transfer RNA, tRNA)分子上。携带氨基酸的 tRNA 称为**负载 tRNA** 分子。tRNA 分子上有一段称为**反密码子(anticodon)**的序列可与 mRNA 上的密码子进行碱基配对。当两个负载 tRNA 分子同时占据核糖体上的两个相邻位点时,核糖体催化两个氨基酸之间形成肽键。

形成肽键之后,这两个氨基酸只与一个 tRNA 相连,而另一个 tRNA 被卸载并最终从核糖体内移出。然后核糖体沿着信使 RNA 自由移动至下一密码子处。上述过程连续进行,直至核糖体到达信使 RNA 的末端,一个完整的蛋白质得以形成。注意蛋白质的合成是起始于 N 端氨基酸而止于 C 端氨基酸。也要注意,核糖体是从 mRNA 的 5' 端开始翻译,而编码 mRNA 的 DNA 链在被 RNA 聚合酶识别时是从 3' 端开始的。尽管一个基因的起始位置通常被称为 5' 端,但并不是说这个链真正作为 RNA 聚合酶识别的模板,实际上它的互补链才是 RNA 聚合酶转录出 mRNA 的模板,这条链的序列与 mRNA 的顺序一致(只是以 T 取代 U)。复制、转录和翻译的详细过程见第 2 章。

### 代谢和遗传的调节 (Metabolic and Genetic Regulation)

细胞为了有效生长,所有的基本构件和来自这些构件的大分子必须按适当的比例生成。在复杂的代谢途径中,认识微生物细胞如何调节上述大、小分子的合成及其浓度是非常重要的。常见的代谢和遗传调节机制有两种:

1. 酶活性的**反馈抑制(feedback inhibition)**——**代谢的调节(metabolic regulation)**
2. 酶合成的**阻遏(repression)**或**诱导(induction)**——**遗传的调节(genetic regulation)**

反馈抑制是指细胞中已有的酶的活性被其反应产物所抑制。遗传阻遏是指酶的合成(见上述的转录和翻译)被其反应的末端产物所抑制。诱导和阻遏相似,不同的是指某一代谢途径的底物刺激酶的合成。图 1-9 描绘了一些假设的代谢途径以说明这些概念。在图 1-9a 中,中间产物 B 过量时会抑制酶 I 的活性,这种现象称为反馈抑制或末端产物抑制。同样,末端产物 C 过量时也能反馈抑制酶 I 的活性。

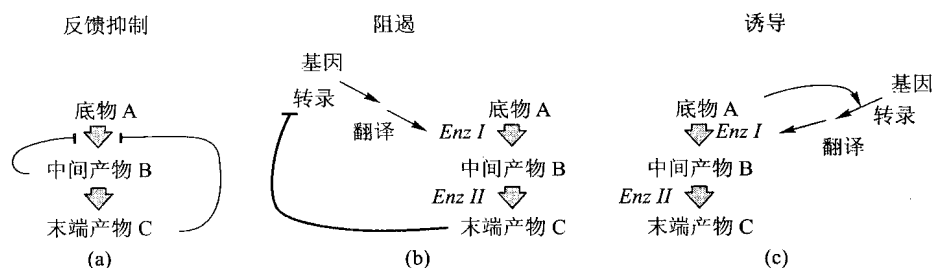


图 1-9 酶活性的反馈抑制和酶合成的末端产物阻遏示意图。A,B 和 C 示假设途径的化学中间产物;箭头示激活;⊥形线示抑制。

与反馈抑制相反,细胞内的末端产物 C 过量时,可使细胞停止合成酶 I,这是通过抑制编码该酶基因的转录而实现的(图 1-9b)。这种作用称为**遗传的阻遏(genetic repression)**。当考虑到氨基酸生物合成时,这种遗传调控方式的逻辑是明显的。如果细胞中某一氨基酸过量时,它会激活一种阻遏蛋白(repressor),用以阻断合成此氨基酸的基因不再进一步转录。相反,像糖类这样的底物能刺激分解这种糖类的酶蛋白基因的转录。这一遗传过程称为**诱导(induction)**(图 1-9c)。不同生物可以利用反馈抑制、阻遏和诱导的不同组合来调节某一代谢途径。第 5 章将详细介绍这些和其它的调节机制。