



微生物学

Microbiology

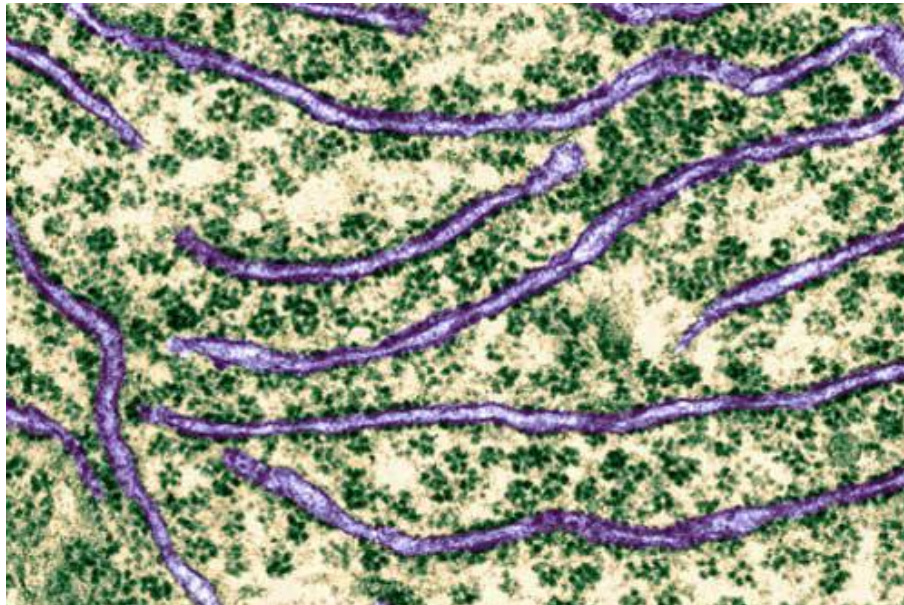
崔恒林

江苏大学食品与生物工程学院



第六章 微生物的代谢

Microbial metabolism



概 述

- 新陈代谢 (metabolism) 简称代谢, 是指发生在活细胞中的各种分解代谢 (catabolism) 和合成代谢 (anabolism) 的总和。
- 在代谢过程中, 微生物通过分解代谢产生化学能, 光合微生物还可将光能转换成化学能, 这些能量除用于合成代谢外, 还可用于微生物的运动和运输, 另有部分能量以光和热的形式释放到环境中去。

6.1 微生物的能量代谢

- 微生物的生命活动需要消耗能量。微生物能把外界环境中多种形式的最初能源转换成对一切生命活动都能使用的通用能源——ATP。
- 微生物可以利用的最初能源有：有机物、日光和还原态无机物三大类。
- 研究能量代谢的机制实质上就是追踪这三类最初能源如何一步步地转化并释放出ATP的过程。

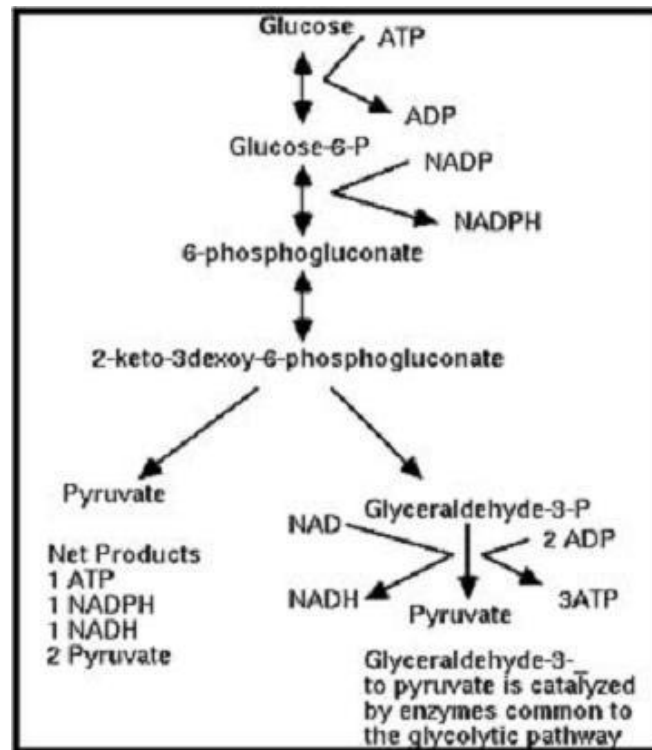
6.1.1 化能异养微生物的生物氧化

- 生物氧化：物质在生物体内经过一系列连续的氧化还原反应，逐步分解并释放能量的过程。
- 生物氧化的过程可分为：脱氢（电子）、递氢（电子）和受氢（电子）三阶段。
- 生物氧化的功能：产能（ATP）、产还原力[H]和产小分子中间产物。

6.1.1.1 底物脱氢的四条主要途径

- 1.EMP途径 (Embden-Meyerhof-Parnas pathway) 或糖酵解途径 (Glycolysis Pathway)
- 2.HMP途径 (Hexose monophosphate pathway)
- 3.ED途径 (Entner-Doudoroff pathway) 又称2-酮-3-脱氧-6-磷酸葡萄糖酸 (KDPG) 裂解途径
- 4.三羧酸循环 (tricarboxylic acid cycle) 即TCA循环

Entner-Doudoroff pathway



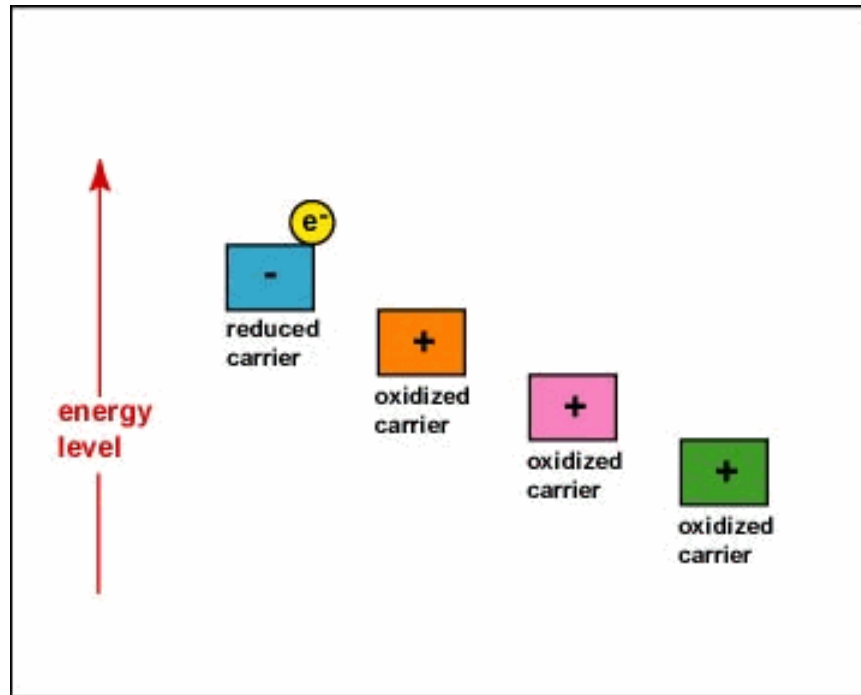
6.1.1.2 递氢和受氢

- 在生物体中，贮存在葡萄糖等有机物中的化学能，经上述的多种途径脱氢后，经过呼吸链等方式递氢，最终与受氢体（氧、无机物或有机物）结合，以释放其化学潜能。
- 根据递氢特别是受氢过程中氢受体性质的不同，可以把生物氧化分为：有氧呼吸、无氧呼吸和发酵三种类型。

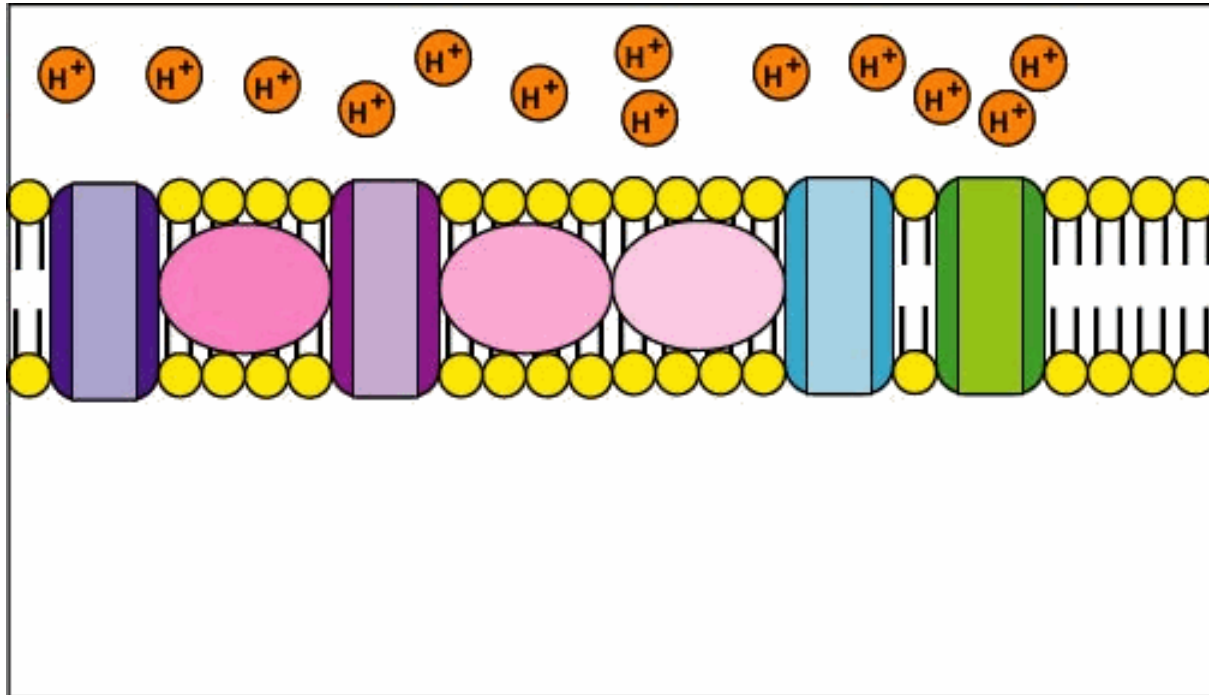
1、有氧呼吸（aerobic respiration）

- 有氧呼吸是一种最普遍和最重要的生物氧化方式，其特点是底物脱氢后，经呼吸链（respiratory chain or electron transport chain）递氢，最终由分子氧接受氢并产生水和释放能量（ATP）。

Energy Release from an Electron Transport System



ATP Production during Aerobic Respiration by Oxidative Phosphorylation involving an Electron Transport System and Chemiosmosis



2、无氧呼吸（anaerobic respiration）

- 无氧呼吸又称厌氧呼吸，是一类呼吸链末端的氢受体为外源无机化合物（个别为有机化合物）的生物氧化。其特点是底物脱氢后，经呼吸链递氢，最终由氧化态的无机物（个别是有机物延胡索酸）受氢。
- 根据呼吸链末端的最终氢受体的不同，可把无氧呼吸分成以下类型：

- 硝酸盐呼吸 (nitrate respiration) 即反硝化作用 (denitrification) : $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^-$, NO , N_2O , N_2 。代表: *Bacillus licheniformis*, *Paracoccus denitrificans*
- 硫酸盐呼吸 (sulfate respiration) : $\text{SO}_4^{2-} \rightarrow \text{SO}_3^{2-}$, $\text{S}_3\text{O}_6^{2-}$, $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$, H_2S 。代表: *Desulfovibrio desulfuricans*, *Desulfovibrio gigas*
- 硫呼吸 (sulphur respiration) : $\text{S} \rightarrow \text{H}_2\text{S}$ 。代表: *Desulfuromonas acetoxidans*
- 碳酸盐呼吸 (carbonate respiration) : CO_2 or $\text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CH}_4$ or CH_3COOH 。代表: 产甲烷菌、产乙酸菌
- 延胡索酸呼吸 (fumarate respiration) : 延胡索酸 \rightarrow 琥珀酸。代表: *Escherichia*, *Vibrio succinogenes*

3、发酵（fermentation）

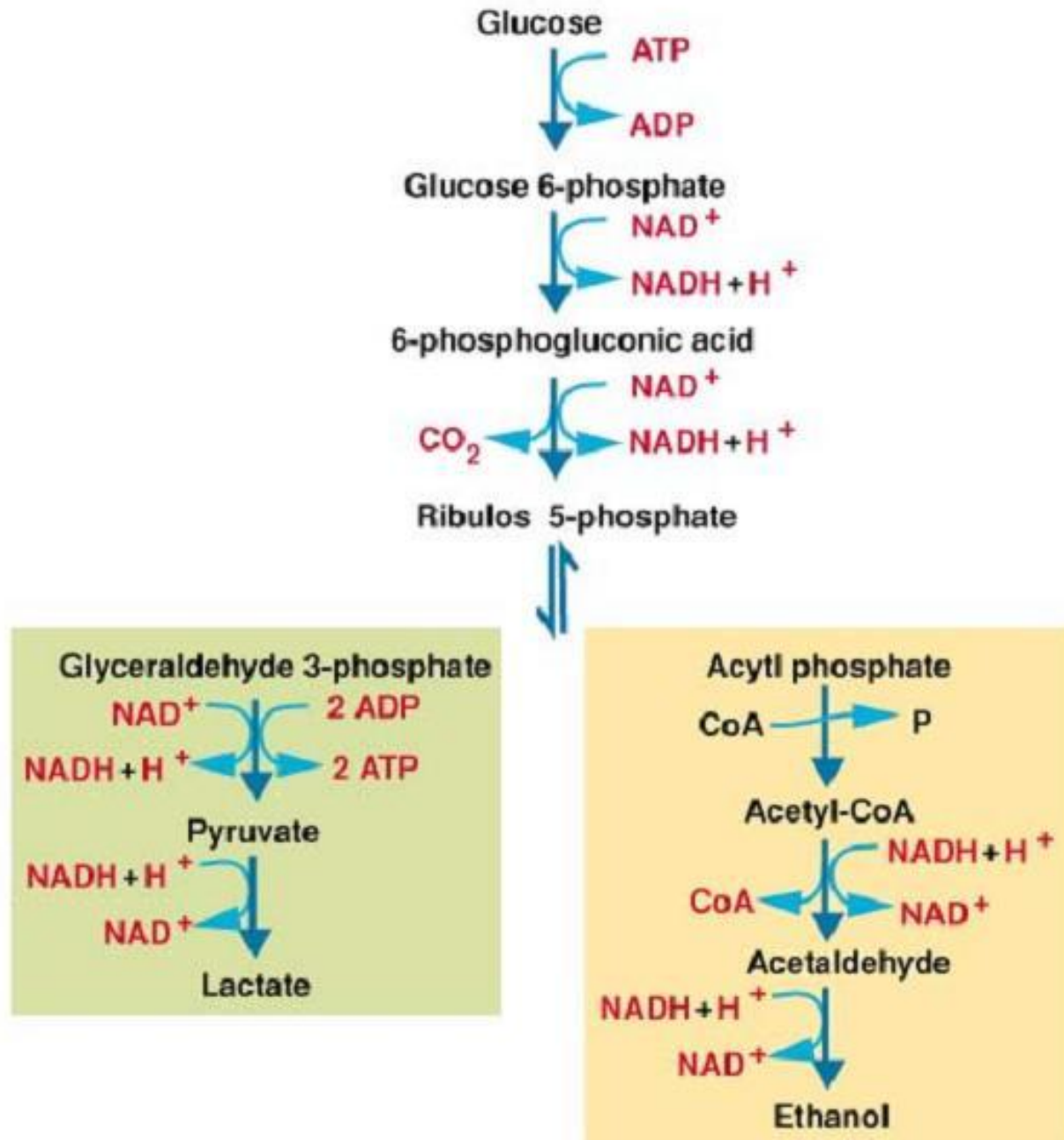
- 在发酵工业上，发酵是指任何利用好氧或厌氧微生物来生产有用代谢产物的一类生产方式；在生物氧化或能量代谢中，发酵是仅指在无氧条件下，底物脱氢后所产生的还原力[H]不经过呼吸链传递而直接交给某一内源氧化性中间代谢产物的一类低效产能反应。

一、由EMP途径中丙酮酸出发的发酵

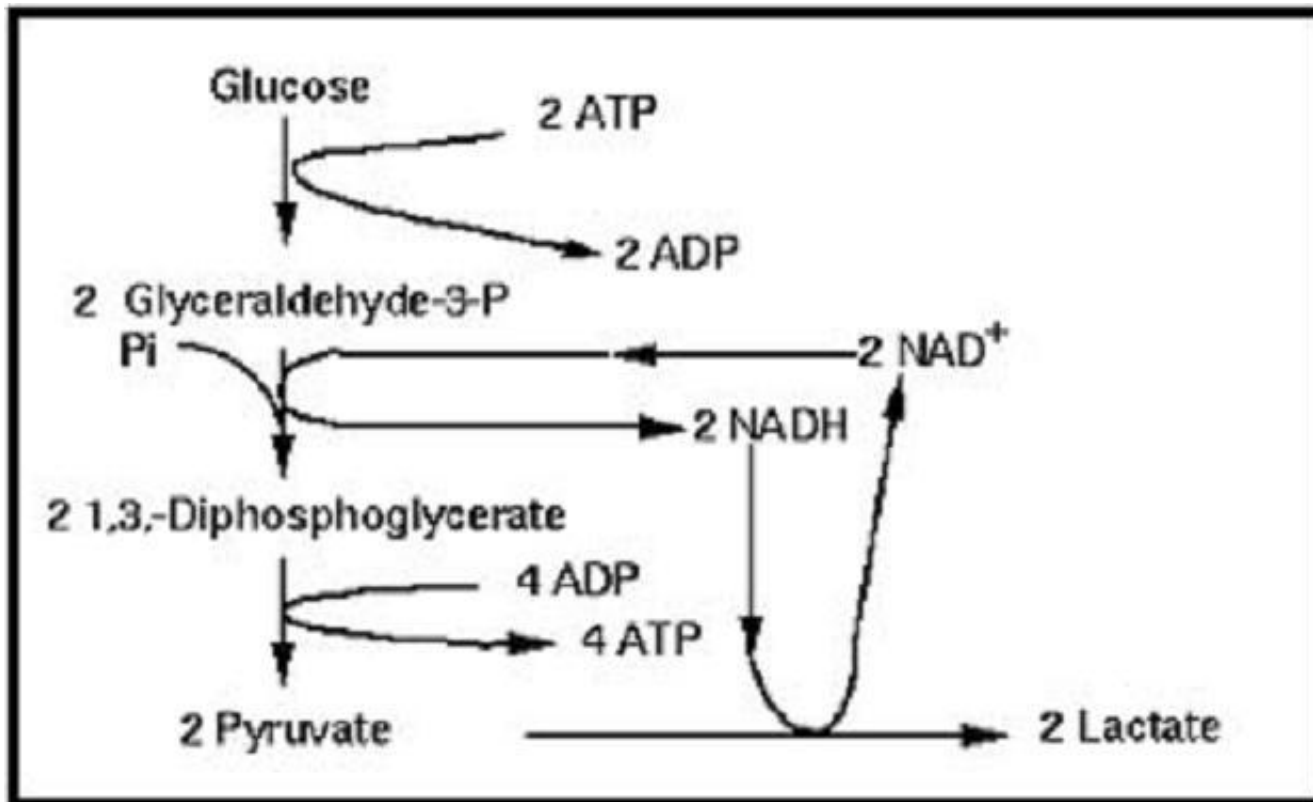
二、通过HMP途径的发酵

- 异型乳酸发酵 (heterolactic fermentation) 凡葡萄糖发酵后产生乳酸、乙醇 (乙酸) 和 CO_2 等多种产物的发酵即异型乳酸发酵。
- 相对的如只产生2分子乳酸的发酵则称同型乳酸发酵 (homolactic fermentation) 。

Heterolactic Fermentation and the Phosphoketolase Pathway



Homolactic fermentation



三、通过ED途径进行的发酵

- ① 酵母的“同型酒精发酵”（homoalcolic fermentation）：由 *Saccharomyces cerevisiae* 等通过EMP途径进行。
- ② 细菌的“同型酒精发酵”：由 *Zymomonas mobilis* 等通过ED途径进行。
- ③ 细菌的“异型酒精发酵”（heteroalcolic fermentation）：由 *Leuconostoc mesenteroides* 等通过HMP途径进行。

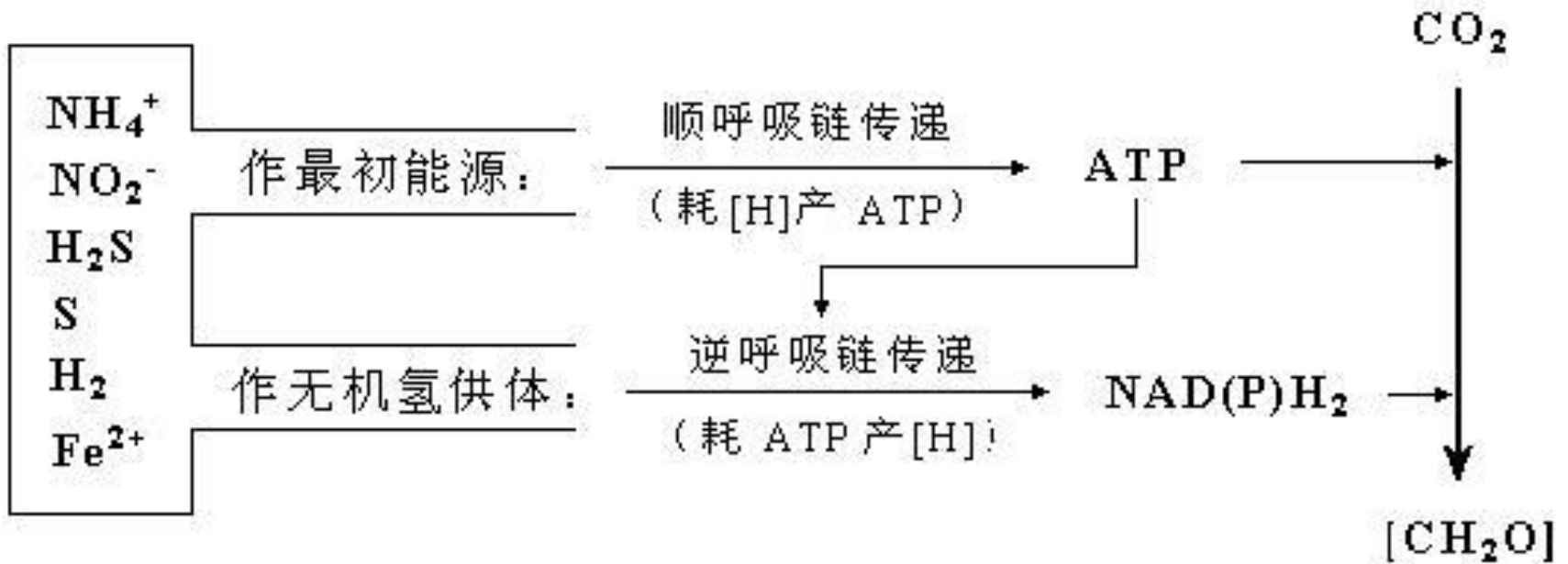
四、氨基酸发酵产能

- Stickland 反应即以 一种氨基酸作氢供体和以另一种氨基酸作氢受体而产能的独特发酵类型。

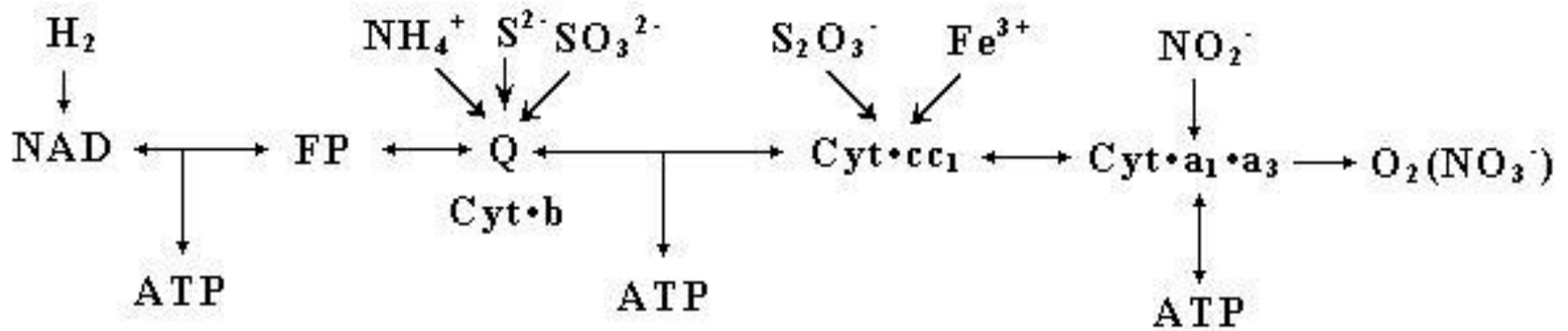
6.1.2 自养微生物的生物氧化、产能和CO₂固定

- 6.1.2.1 生物氧化和产能
- 1、化能自养型
- ①硝化细菌的能量代谢：Nitrobacter
- ②硫细菌的能量代谢：Thiobacillus

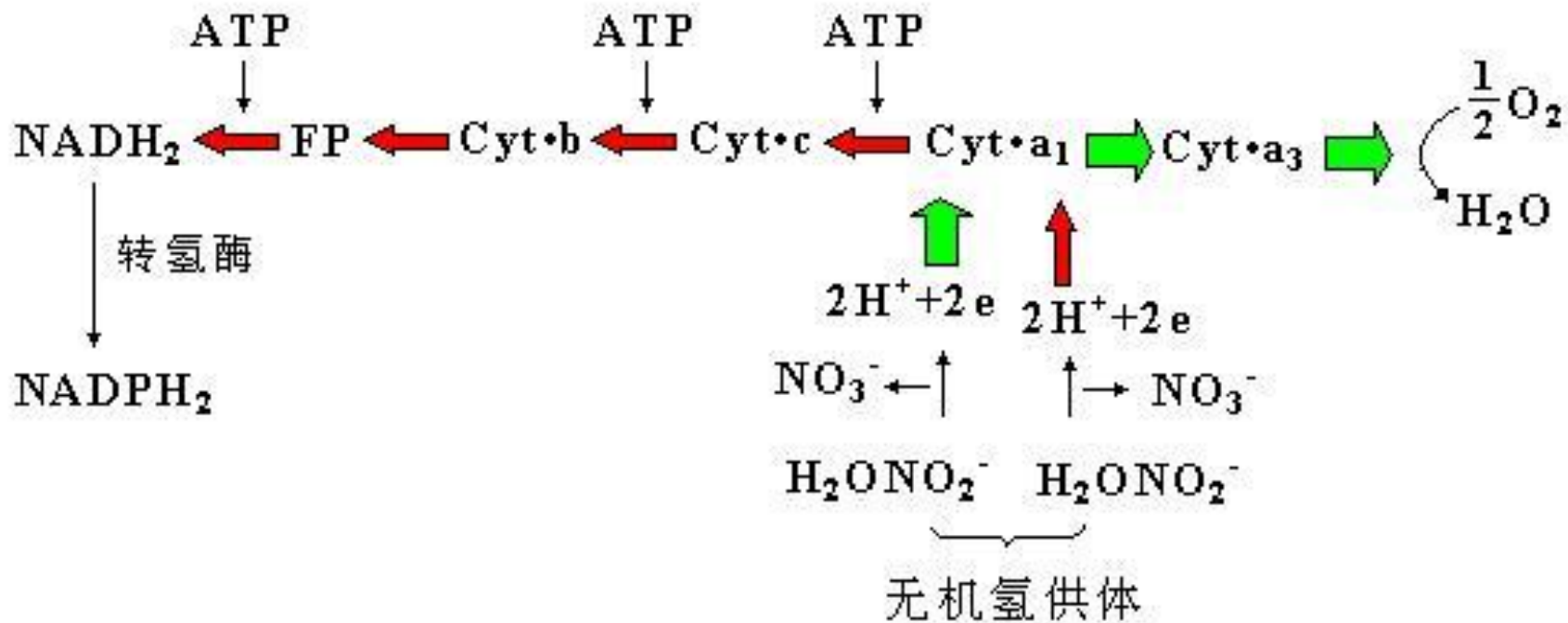
化能自养型生物氧化和产能



无机底物脱氢后电子进入呼吸链的部位



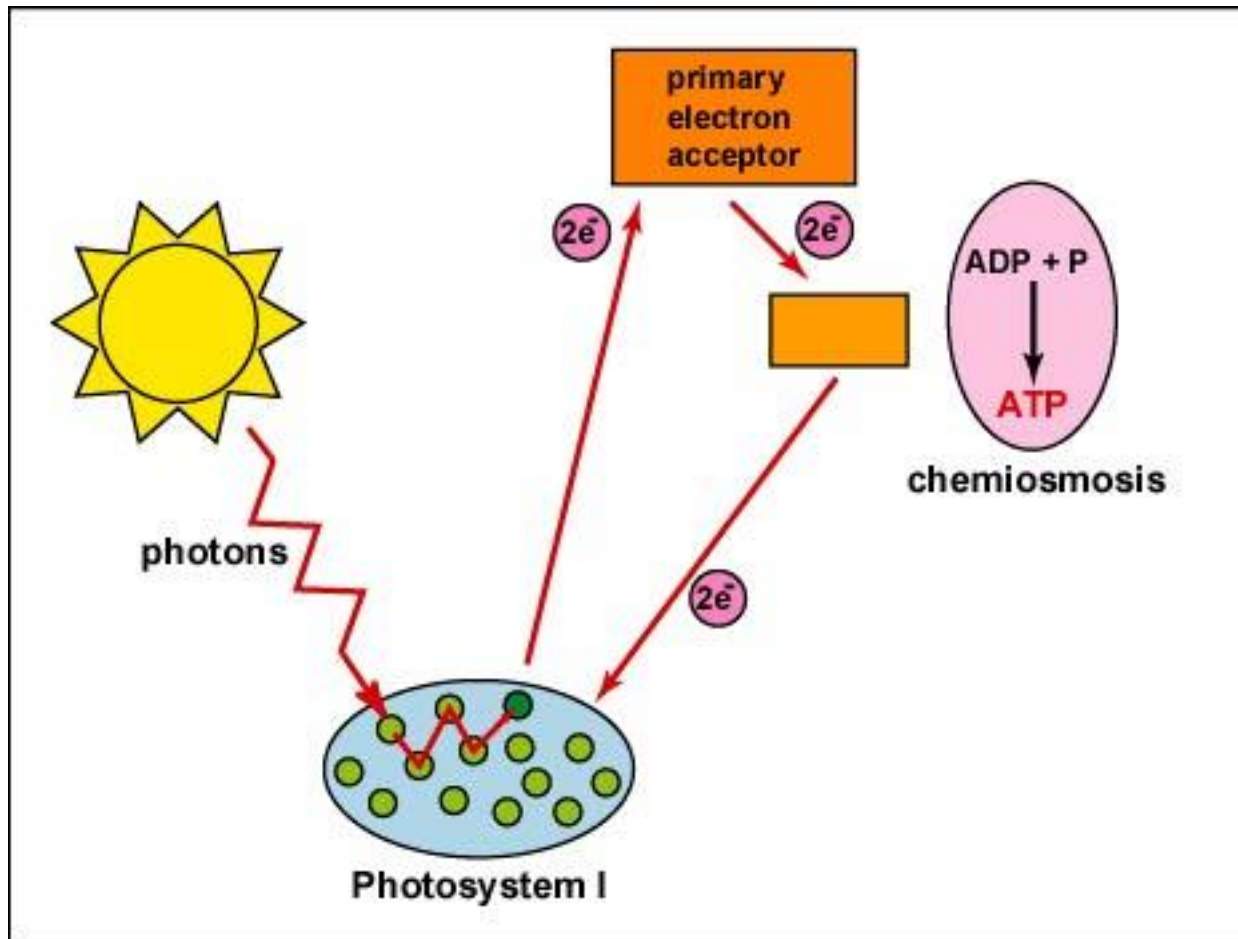
硝化细菌的呼吸链



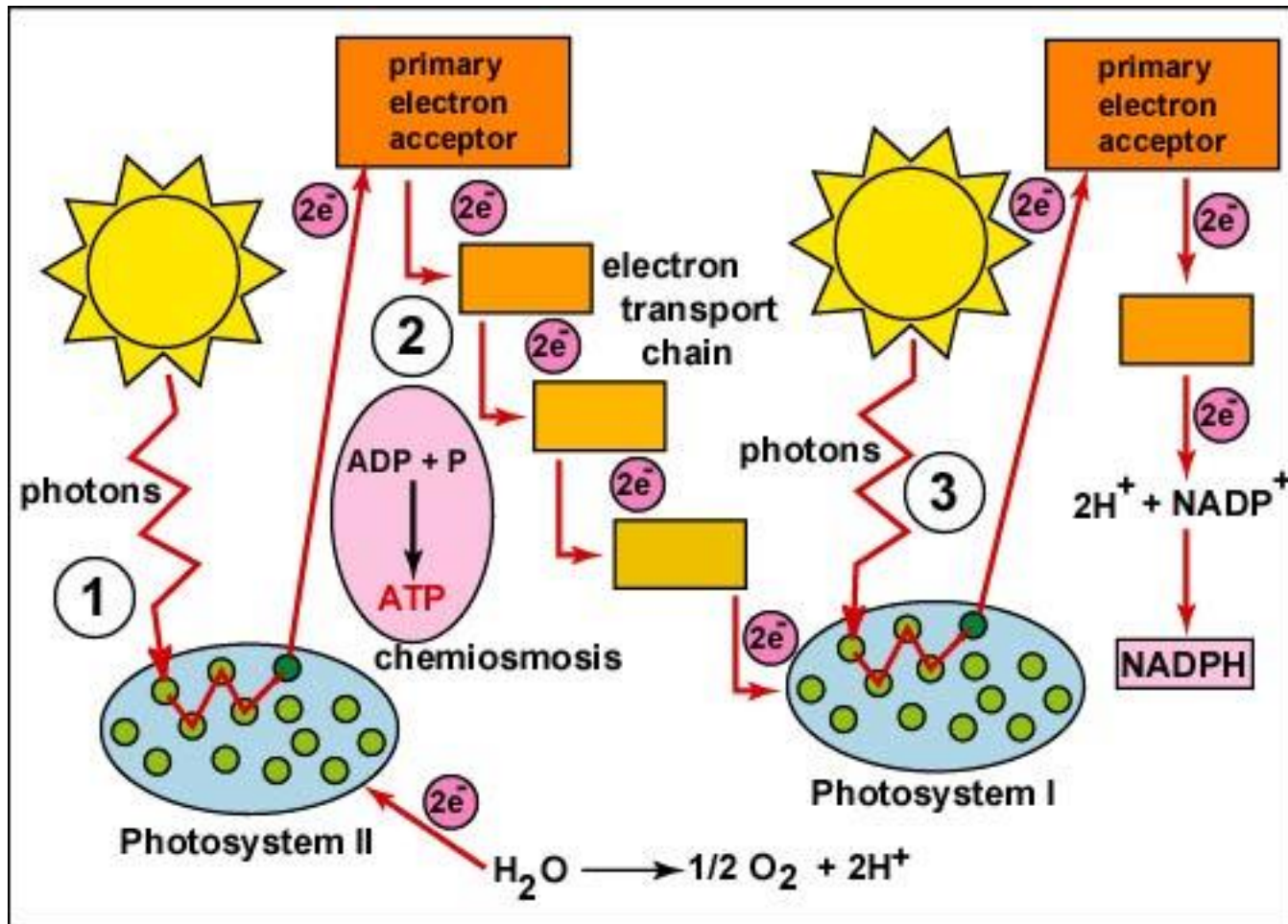
2、光能自养型

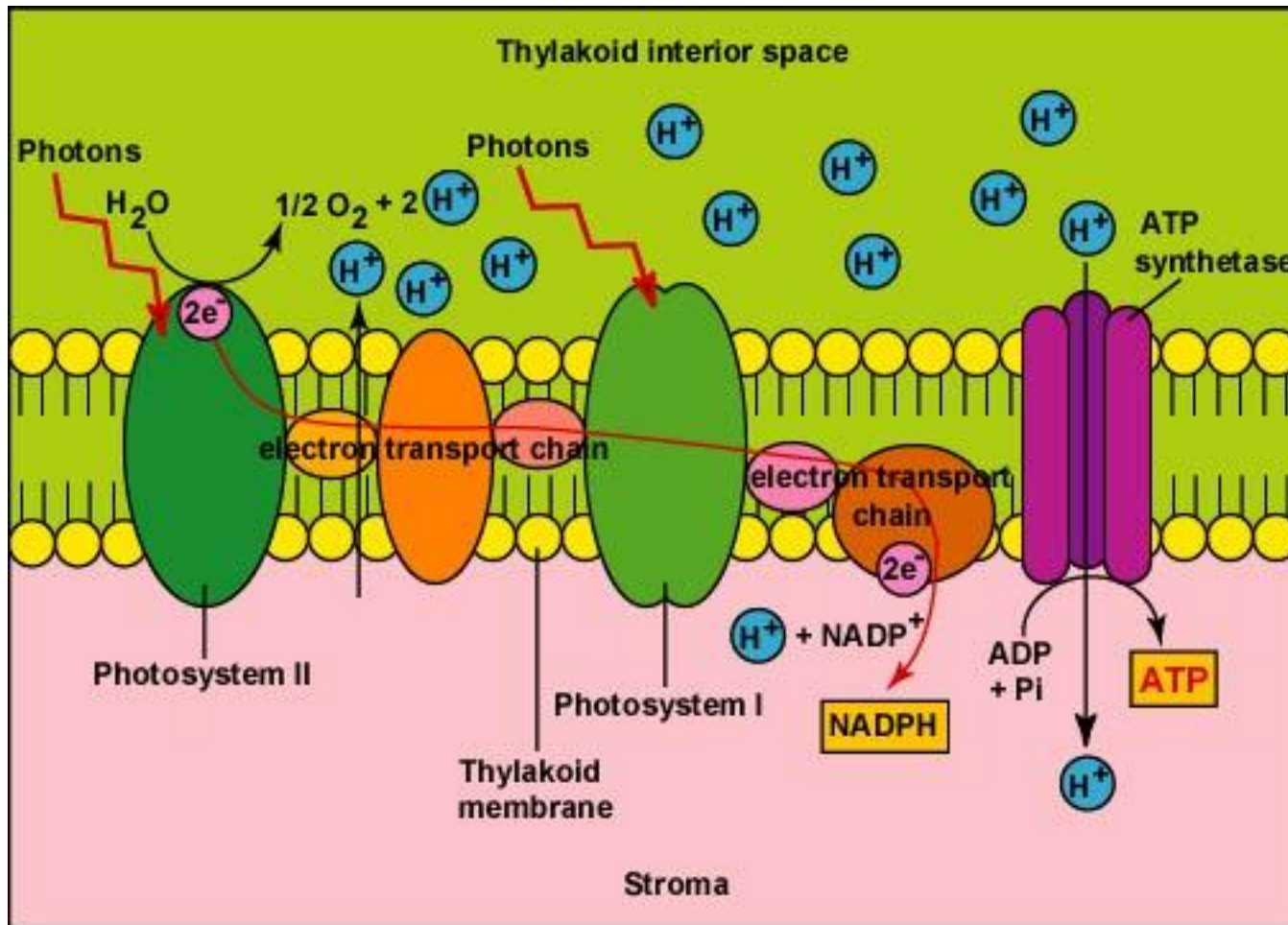
- ① 循环光合磷酸化 (cyclic photophosphorylation)
- ② 非循环光合磷酸化 (noncyclic photophosphorylation)
- ③ 嗜盐菌紫膜 (purple membrane) 的光合作用

Cyclic Photophosphorylation



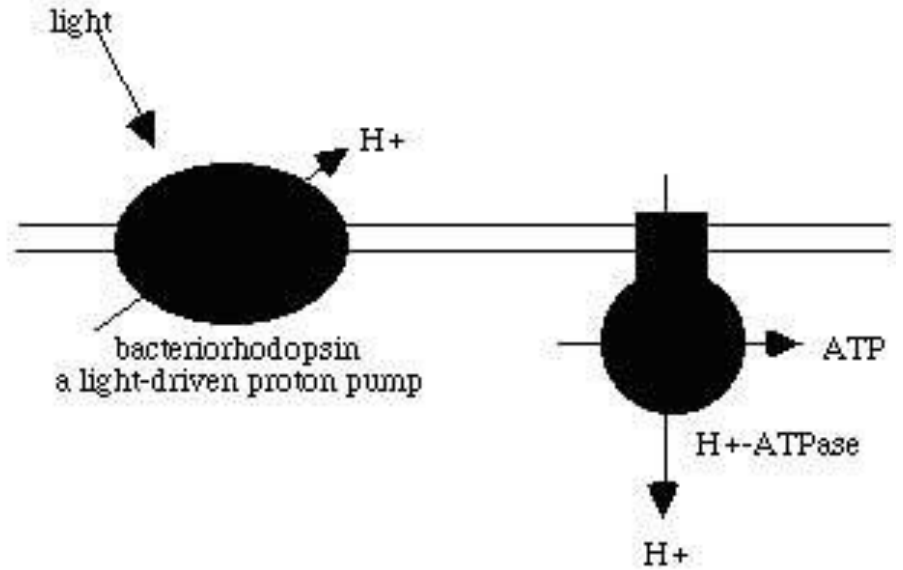
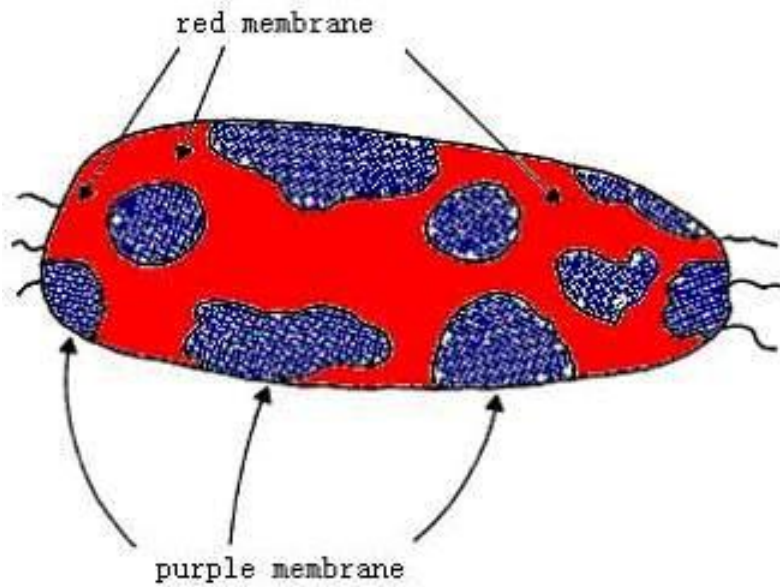
Noncyclic Photophosphorylation





Electron Transport and Chemiosmosis during Photosynthesis

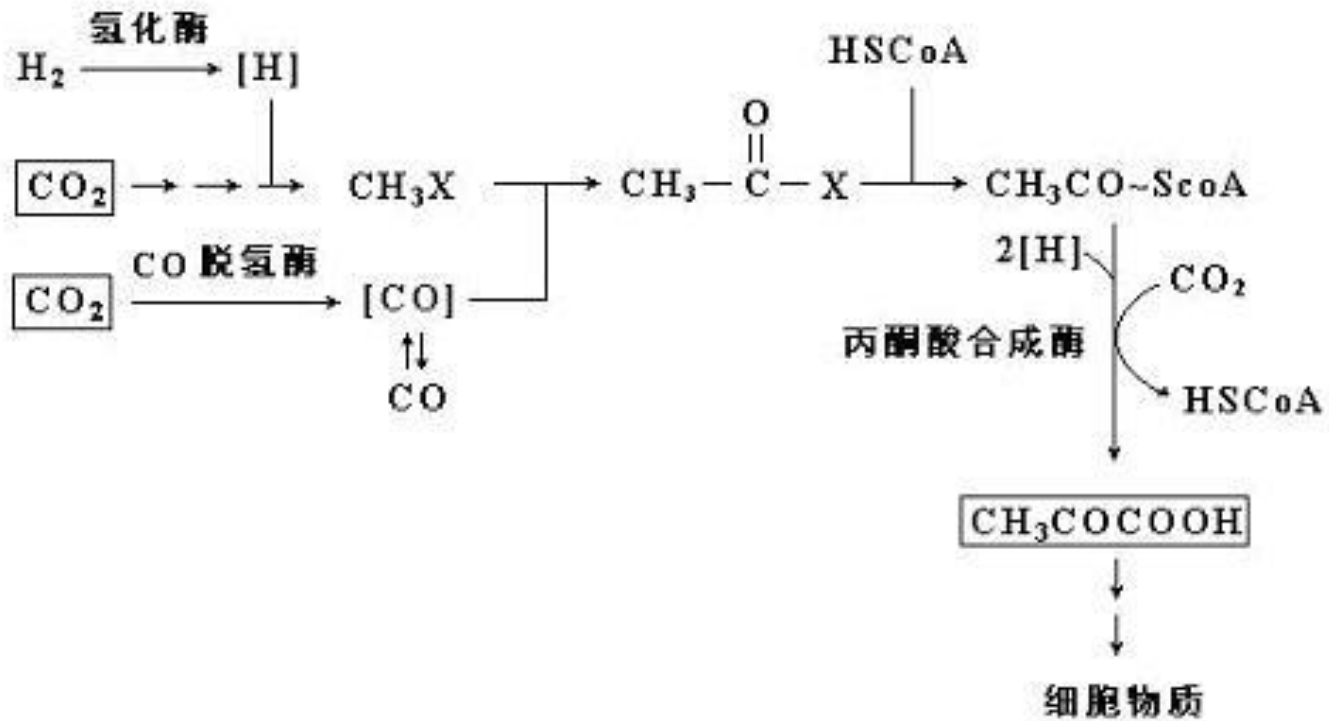
嗜盐菌紫膜



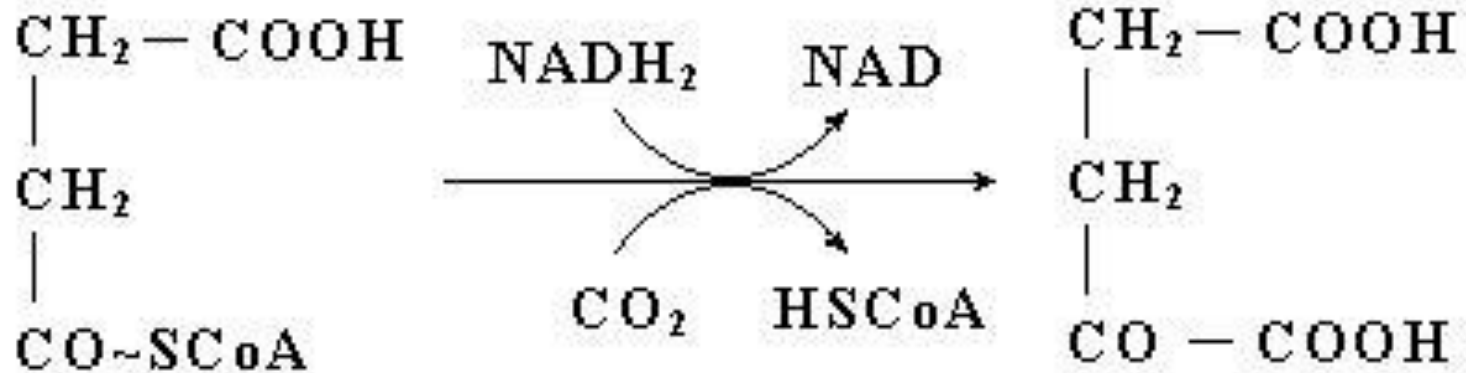
6.1.2.2 自养微生物CO₂固定

- 1、Calvin循环 (Calvin cycle)
- 2、厌氧乙酰-辅酶A途径 (anaerobic acetyl-CoA pathway) 又称活性乙酸途径 (activated acetic acid pathway)
- 3、还原性TCA循环途径 (reductive tricarboxylic acid cycle)

厌氧乙酰-辅酶A途径



还原性TCA循环途径



琥珀酰-CoA

α -酮戊二酸

6.2 微生物独特合成代谢途径

6.2.1 生物固氮

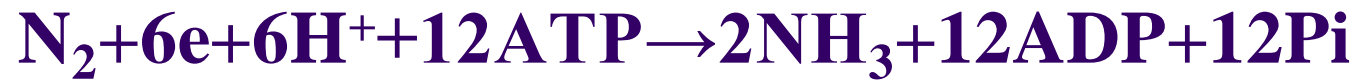
- 6.2.1.1 固氮微生物的种类
- 1、自生固氮菌：能独立进行固氮的微生物。
- 2、共生固氮菌：必须与其它生物共生时才能固氮的微生物。
- 3、联合固氮菌：必须生活在植物根际、叶面或动物肠道等处才能进行固氮的微生物。

6.2.1.2 固氮的生化机制

- 1、固氮反应的必要条件
- ①ATP的供应
- ②还原力及其载体
- ③固氮酶（nitrogenase）——钼铁蛋白MoFe protein、铁蛋白Fe Protein
- ④还原底物 N_2
- ⑤镁离子
- ⑥严格的厌氧环境

2、固氮酶活力的测定——乙炔还原法

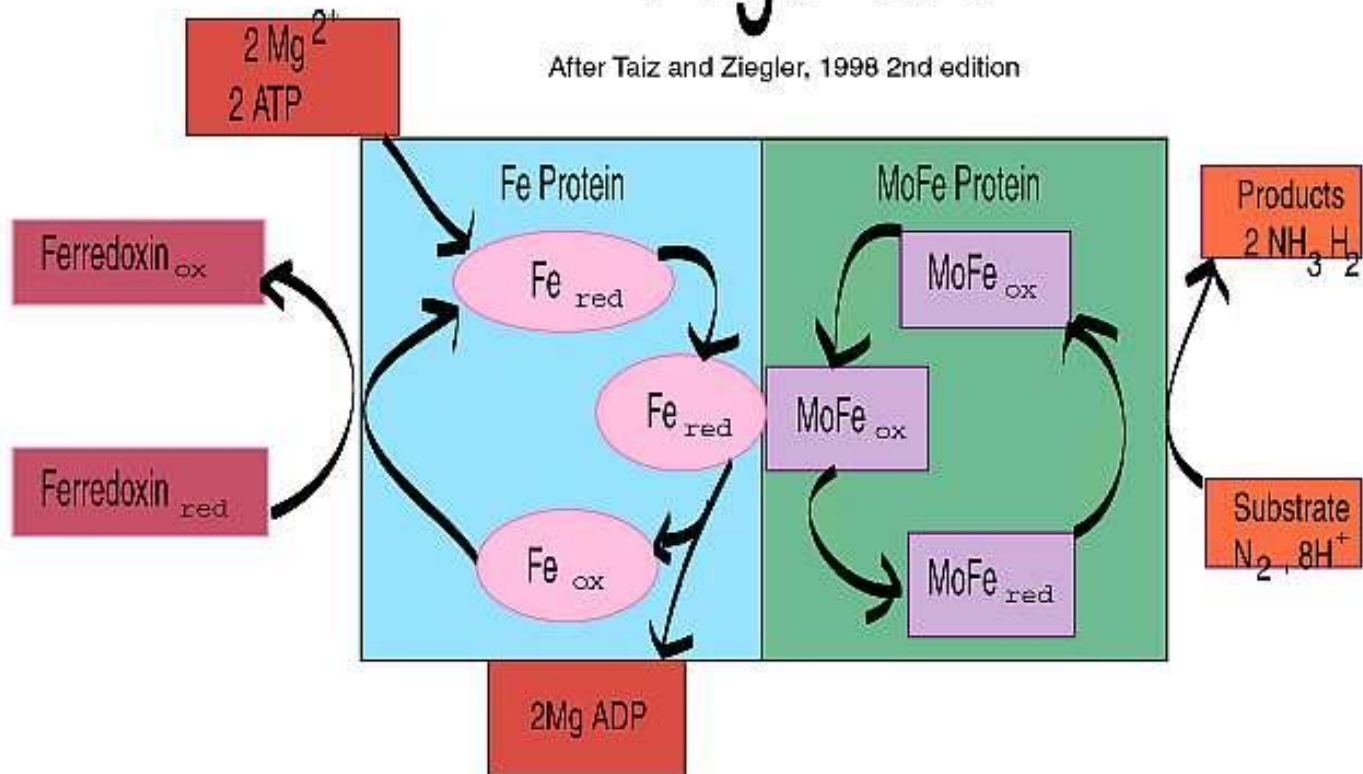
3、固氮的生化途径



Nitrogenase

Nitrogenase

After Taiz and Ziegler, 1998 2nd edition



6.2.1.3 好氧性固氮菌固氮酶的抗氧机制

- 1、好氧性固氮菌的保护机制
 - ①呼吸保护
 - ②构象保护
- 2、蓝细菌固氮酶的保护
 - ①分化出特殊的还原性异型胞
 - ②非异型胞蓝细菌固氮酶的保护
- 3、根瘤菌固氮酶的抗氧保护
 - ①豆科植物共生根瘤菌：豆血红蛋白
(leghaemoglobin)
 - ②非豆科植物共生根瘤菌：植物血红蛋白

6.2.2 微生物结构大分子——肽聚糖的合成 Bacterial Peptidoglycan Biosynthesis

- 肽聚糖是绝大多数原核微生物细胞壁所含有的独特成分，在细菌的生命活动中有着重要的功能，尤其是许多重要抗生素例如青霉素、头孢霉素、万古霉素、环丝氨酸和杆菌肽等呈现其选择毒力（selective toxicity）的物质基础。

6.2.2.1 在细胞质中的合成

- 1、由葡萄糖合成N-乙酰葡萄糖胺和N-乙酰胞壁酸
- 2、由N-乙酰胞壁酸合成“parK”核苷酸

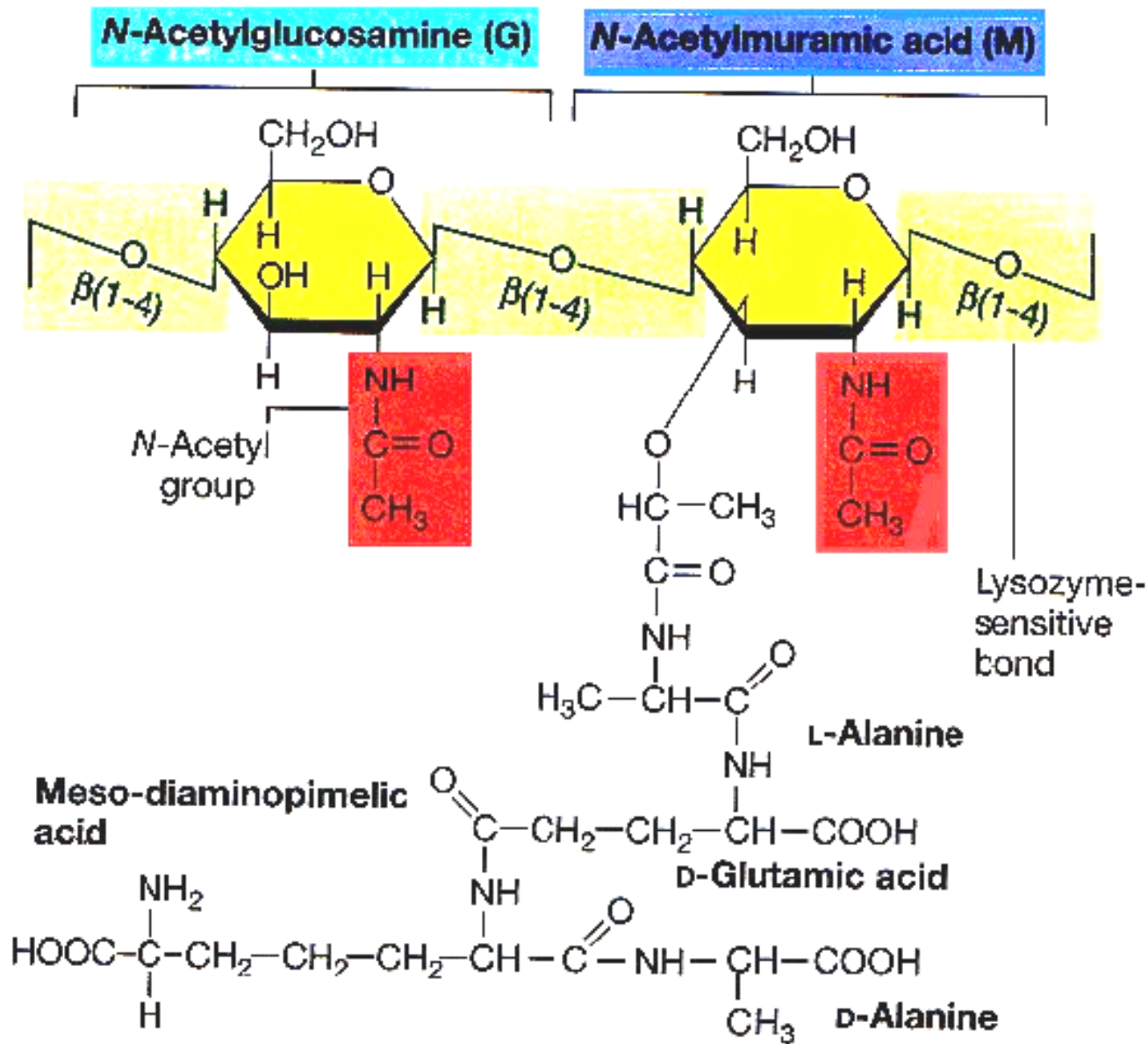
6.2.2.2 在细胞膜中的合成

- 由“park”核苷酸合成肽聚糖单体

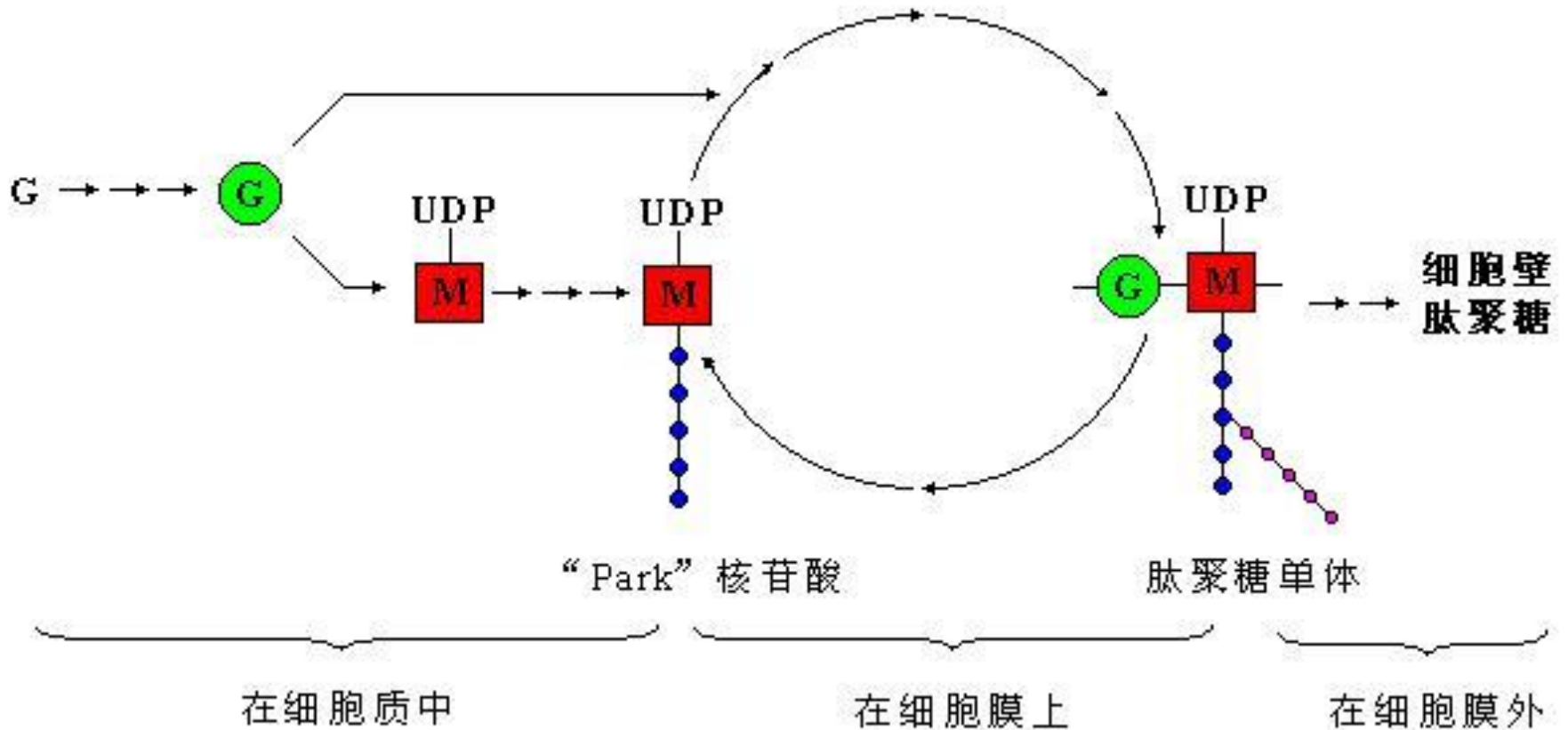
6.2.2.3 在细胞膜外的合成

- 从焦磷酸类脂载体上脱下来的肽聚糖单体被运送到细胞膜外正在活跃合成肽聚糖的部位，在那里，必须有现成的细胞壁残余（至少含有6~8个肽聚糖单体）作为引物，然后，肽聚糖单体与引物分子间先后发生转糖基作用（transglycosylation），使多糖链横向延伸一个双糖单位，再通过转肽酶（transpeptidase）的转肽作用（transpeptidation），再使前后两条多糖链间通过形成甘氨酸五肽“桥”而发生纵向交联。

肽聚糖单体



肽聚糖的合成



6.3 微生物的代谢调控与发酵生产

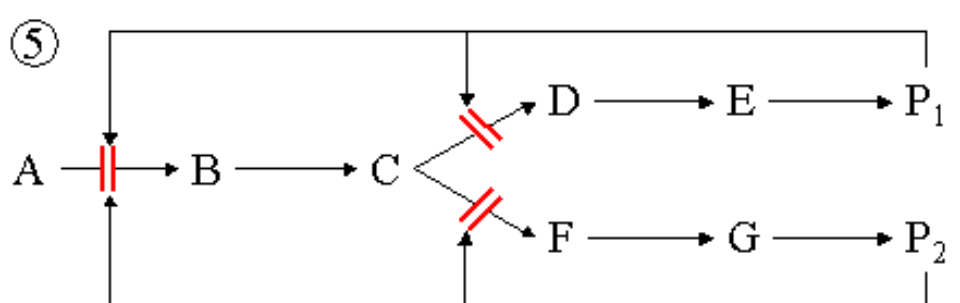
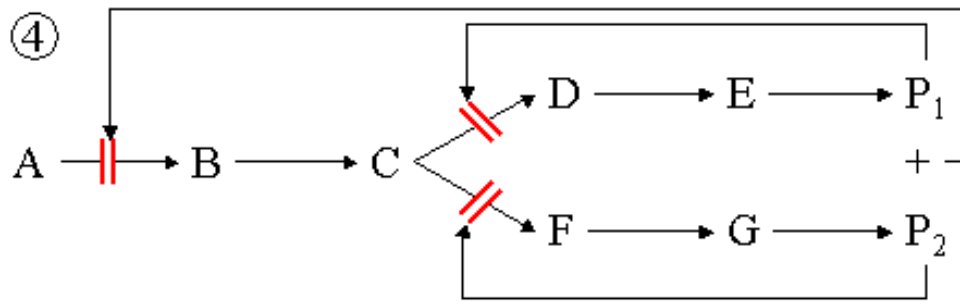
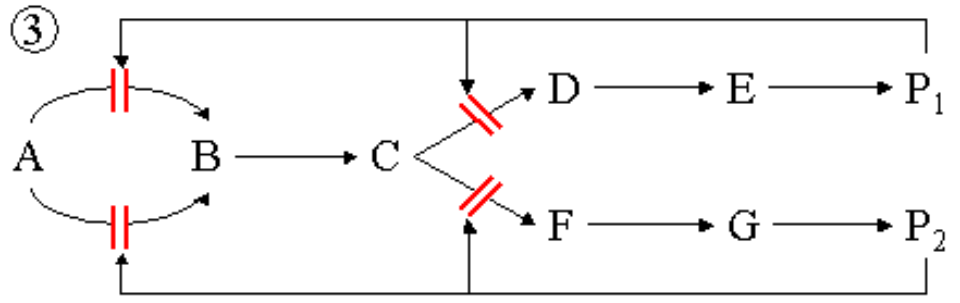
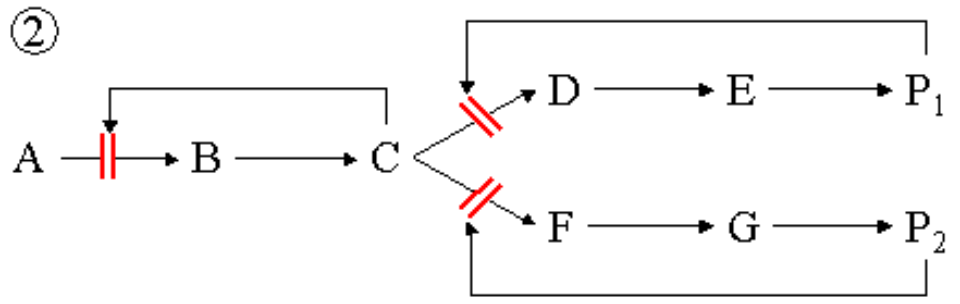
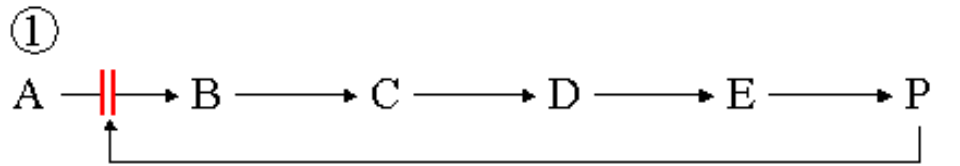
- 微生物有着一整套可塑性极强和极精确的代谢调节系统，以确保上千种酶能正确无误、有条不紊地进行极其复杂的新陈代谢反应。

6.3.1 酶活性的调节

- 酶活性的激活
- 酶活性的抑制

6.3.1.1 反馈抑制（feedback inhibition）的类型

- 1、直线式代谢途径中的反馈抑制
- 2、分支代谢途径中的反馈抑制
- ①同功酶（isoenzyme）调节
- ②协同反馈抑制（concerted feedback inhibition）
- ③合作反馈抑制（cooperative feedback inhibition）
- ④累积反馈抑制（cumulative feedback inhibition）
- ⑤顺序反馈抑制（sequential feedback inhibition）



- 1. The basic feedback inhibition mechanism, where the product (P) inhibits the committed step (A-B).
- 2. *Sequential feedback inhibition*. The end products P₁ and P₂ inhibit the first committed step of their individual pathway (C-D or C-F).
- 3. *Enzyme multiplicity*. Each end product inhibits both the first individual committed step and one of the enzymes performing the first common committed step.
- 4. *Concerted feedback inhibition*. Each end product inhibits the first individual committed step. *Together*, they inhibit the first common committed step.
- 5. *Cumulative feedback inhibition*. Each end product inhibits the first individual committed step. Also, each end product *partially* inhibits the first common committed step.

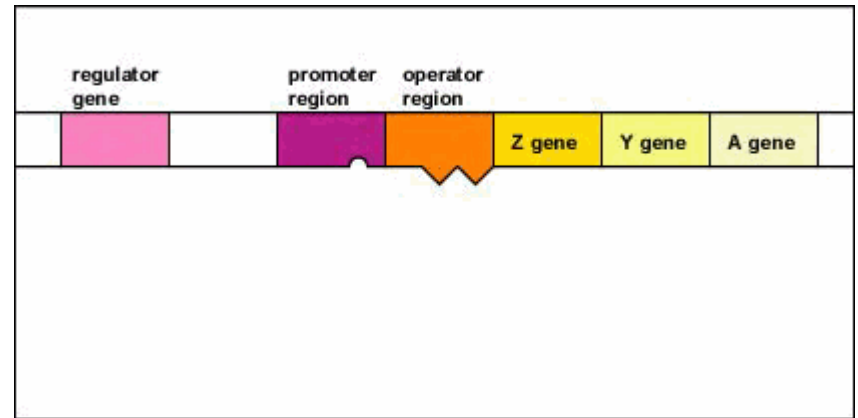
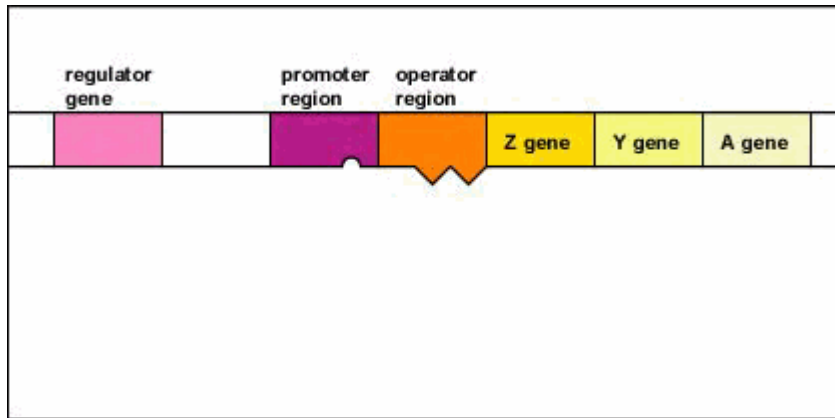
6.3.1.2 反馈抑制（feedback inhibition）的机制

- 主要作用方式在于最终产物对反应途径中第一个酶即变构酶（allosteric enzyme）或调整酶（regulatory enzyme）的抑制。
- 变构酶理论：变构酶是一种变构蛋白，具有两个或两个以上的立体专一性不同的接受部位，一个是活性中心（与底物结合并具催化活性），另一个是调节中心（与效应物结合导致酶分子构象的改变进而引起活性中心的性质发生改变）。效应物分为激活剂和抑制剂。

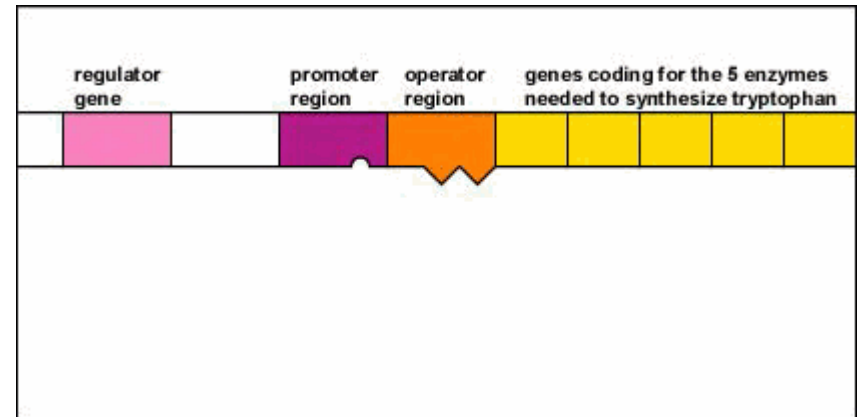
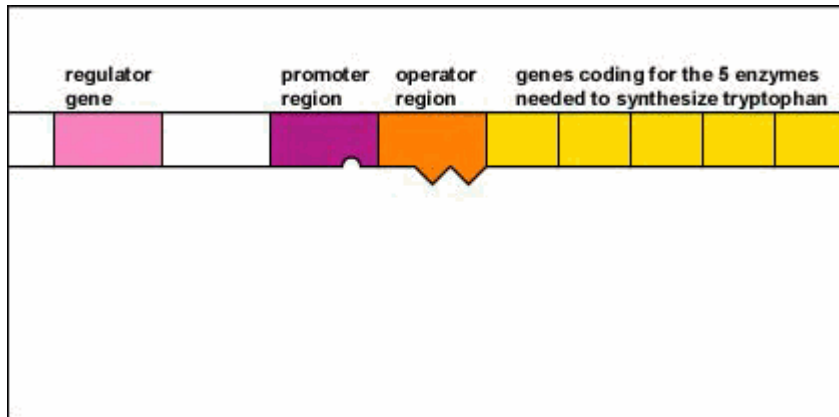
6.3.2 酶合成的调节

- 6.3.2.1 酶合成调节的类型
- 1、诱导 (induction)：促进酶生物合成的现象。
- 2、阻遏 (repression)：阻碍酶生物合成的现象。
- ①末段产物阻遏 (end-product repression)
- ②分解代谢物阻遏 (catabolite repression)

1. The lactose operon



2. The tryptophan operon



6.3.3 代谢调控在发酵工业中的应用

- 在发酵工业中，控制微生物生理状态以达到高产的环境条件很多，如营养物质类型和浓度，氧的供应，pH的调节和表面活性剂的存在等。本节主要讨论如何控制微生物的正常代谢调节机制，使其累积更多为人们所需要的有用代谢产物。
- 1、应用营养缺陷型菌株以解除正常的反馈调节。
- 2、应用抗反馈调节的突变株解除反馈调节。
- 3、控制细胞膜的渗透性。
 - ①通过生理学手段控制细胞膜的渗透性
 - ②通过细胞膜缺损突变而控制其渗透性