

第五章 微生物的代谢

第一节 代谢概论

一、代谢 (metabolism) 的基本概念

分解代谢 (catabolism)：又称异化作用，指细胞将复杂大分子物质降解成简单的小分子物质，称为分解代谢。

合成代谢 (anabolism)：又称同化作用，细胞利用简单的小分子物质合成复杂的大分子物质（细胞物质）的作用。

微生物代谢都具有新陈代谢的三大特点：

温和条件下由酶催化进行的；

顺序性；

高度灵敏的自动调节。

根据微生物在代谢过程中产生的代谢产物在生物机体内的作用可分为：

初级代谢：微生物从外界吸收各种营养物质，通过分解代谢和合成代谢，生成维持生命活动所必需的物质和能量的过程，称为初级代谢。

次级代谢：某些生物为了避免在初级代谢过程某种中间产物积累所造成的不利作用而产生的一类有利于生存的代谢类型。通过次级代谢合成的产物通常称为次级代谢产物。

初级代谢与次级代谢的关系，具体有以下几点：

存在范围及产物类型不同；

对产生者自身的重要性不同；

同微生物生长过程的关系明显不同；

对环境条件变化的敏感性或遗传稳定性上明显不同；

相关酶的专一性不同；
某些机体内存在的二种既有联系又有区别的代谢类型。

二、酶

(一) 酶的一般性质：酶是一种具有催化活性的，蛋白质的有机催化剂。

酶具有以下特点：

酶催化效率高；

酶对催化的反应具有专一性；

酶是蛋白质。

(二) 酶的结构

按酶的组成可以把酶分为两大类：

单成分酶：单一的酶蛋白组成，本身直接具有催化活性；

双成分酶：除酶蛋白主体外，还有非蛋白质的辅因子部分。

根据辅因子与酶蛋白结合能力的大小可分为两种类型：

辅基：与酶蛋白不以共价键相连接，很难将它们分离开的一种成份。

辅酶：与酶蛋白不以共价键相连接，彼此结合很松弛而易分离开的成份。

激活剂：指金属离子，它们的存在使得酶分子或底物具有利于反应进行的稳定的空间构型。

(三) 酶促反应机制

第二节 微生物产能代谢

一切生命活动都是耗能反应，因此，能量代谢是一切生物代谢的核心问题。

一、生物氧化：

生物氧化就是发生在活细胞内的一切产能性氧化反应的总称在生物氧化过程中释放的能量可被微生物直接利用，也可通过能量转换储存在高能化合物（如 ATP）中，以便逐步被利用，还有部分能量以热的形式被释放到环境中。

ATP 作为细胞中能量转移中心的原因：细胞内几乎所有的生物化学反应都要酶催化和能量，但大多数酶只能用 ATP 起偶联作用；ATP 所含的自由能在 PH7.0 时为 -7.3 千卡，这种分子比较稳定，又易引起反应。

二、化能异养微生物的生物氧化

(一) 发酵 (fermentation): 发酵是厌氧微生物在生长过程中获得能量的一种方式。

1. 发酵作用的途径及特点: 生物体内葡萄糖被降解成丙酮酸的过程称为糖酵解。糖酵解 (glycolysis) 是发酵的基础。糖酵解主要有四种途径: EMP 途径、HMP 途径、ED 途径、磷酸解酮酶途径。

(1) 发酵的途径

(2) 发酵的概念: 有机物氧化释放的电子直接交给本身未完全氧化的某种中间产物, 同时释放能量并产生各种不同的代谢产物。

(3) 发酵的特点

2. 发酵的类型

根据发酵产物的不同可以分为不同的类型:

(1) 酒精发酵

① 酵母菌的酒精发酵:

I 型发酵: 酵母菌在 PH6 条件下将葡萄糖经 EMP 途径降解成乙醇和 CO_2 。

II 型发酵: 在培养液中加入亚硫酸盐, 发酵产物以甘油为主, 称为酵母的甘油发酵。

III 型发酵: 碱性条件下, 发酵产生甘油, 同时产生等量的乙酸和乙醇。

② 细菌的酒精发酵 —— ED 途径

细菌的酒精发酵是通过 ED 途径 (2-酮-3 脱氧-6-磷酸葡萄糖酸裂解途径) 实现。

(2) 乳酸发酵: 指乳酸细菌将葡萄糖分解产生丙酮酸还原成乳酸的生物学过程。

同型乳酸发酵; 异型乳酸发酵

(3) 混合酸发酵: 通过发酵将葡萄糖转变成甲酸、乙酸、乳酸、琥珀酸、 CO_2 和 H_2 , 由于代谢产物中含有多种有机酸, 故称为混合酸发酵。

大肠杆菌: 产酸产气。丙酮酸裂解生成乙酰 CoA 与甲酸, 甲酸在酸性条件下可进一步裂解生成 H_2 和 CO_2

志贺氏菌: 产酸不产气丙酮酸裂解生成乙酰 CoA 与甲酸, 但不能使甲酸裂解产生 H_2 和 CO_2

(4) 2,3 丁-二醇发酵: 产气气杆菌利用葡萄糖发酵产物主要为 2,3 丁-二醇。

产气气杆菌: V.P. 试验阳性; 甲基红试验阴性

大肠杆菌：V.P. 试验阴性；甲基红试验阳性

(5) 丁酸型发酵：丁酸发酵主要是一些专性厌氧梭状芽孢杆菌，丁酸是它们特征性的发酵产物，该特征可作为分类学上鉴定菌种的指标之一。

丁酸发酵：其产物为丁酸、乙酸、 CO_2 、 H_2 。

丙酮丁醇发酵：其产物为丙酮、丁醇、丁酸、 CO_2 、 H_2 等。

丁醇异丙酮发酵：其产物为丁醇、异丙酸、丁酸、乙酸、 CO_2 、 H_2 等。

(二) 呼吸 (respiration)

微生物细胞中基质（葡萄糖）在氧化过程中放出的电子交给 NAD(P)、FAD 等电子载体，再经电子传递链最终交给氧或其它外源电子受体生成 H_2O 或其它还原产物，并释放能量的生物学过程。

呼吸作用与发酵作用的根本区别：电子载体不是将电子直接传递给底物降解的中间产物，而是交给电子传递系统，逐步释放出能量后再交给最终电子受体。

呼吸链：由许多电子载体按它们的氧化还原电势升高的顺序排列起的链称为电子传递链。

呼吸的特点：基质上脱下的 H 在由高还原态的电子载体传给高氧化态的载体过程中伴随有 ATP 的方式称为氧化磷酸化。

1. 有氧呼吸：以分子氧作为最终电子受体的生物氧化过程。

(1) 有氧呼吸过程

① 葡萄糖完全分解过程：

② ATP 的产生：每克分子葡萄糖彻底氧化成 CO_2 ，可产生 38 克分子 ATP。

(2) 不同微生物的呼吸链

① 真核微生物呼吸链：真核微生物呼吸链存在于线粒体上。

② 原核微生物呼吸链：原核微生物呼吸链存在于细胞质膜上。细菌呼吸链末端氧化酶可以是多个。

有氧呼吸的特点：基质为有机物，可彻底氧化成无机物 H_2O 、 CO_2 ；有机物为供氢体，最终电子受体为分子氧；有氧呼吸产能多，其中少部分来自底物磷酸化，大多数来自呼吸链氧化磷酸化，产能效率高；细菌具有独特的呼吸链组成成员。

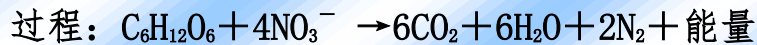
2. 无氧呼吸：某些厌氧和兼性厌氧微生物在无氧条件下进行无氧呼吸。无氧呼吸的最终电子受体不是氧，而是 NO_3^- 、 NO_2^- 、 SO_4^{2-} 、 $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ 、 CO_2 等无机物，或延胡索酸 (fumarate) 等有机物。

无氧呼吸也需要细胞色素等电子传递体，并在能量分级释放过程中伴随有磷酸化作用，也能产生较多的能量用于生命活动。由于部分能量随电子转移传给最终电子受体，所以生成的能量不如有氧呼吸产生的多。

过程：

(1)硝酸盐还原作用：以 NO_3^- 作为最终电子受体的生物学过程称为硝酸盐还原作用或硝酸盐呼吸。

反硝化作用： NO_3^- 可被一些细菌还原成 NO_2^- ， NO_2^- 可进一步还原成 N_2 ，这种有硝酸盐逐步还原为 N_2 的过程称为反硝化作用。能进行硝酸盐呼吸的细菌被称为硝酸盐还原细菌，主要生活在土壤和水环境中，如假单胞菌、依氏螺菌、脱氮小球菌等。



电子传递链：

(2) 硫酸盐还原作用：以 SO_4^{2-} 作为最终电子受体，而将硫酸盐最后还原为硫化氢的无氧呼吸过程。又称为反硫化作用。



(3) 延胡索酸呼吸：兼性厌氧，将延胡索酸还原成琥珀酸，以往都是把琥珀酸的形式作为微生物的一般发酵产物来考虑。实际上在延胡索酸呼吸中，延胡索酸是最终电子受体，而琥珀酸是还原产物。

无氧呼吸的特点：有机物被氧化，使无机或有机氧化物还原，即无机物或有机物为 H 受体；

可获得大量能量；具有电子传递链，与有氧呼吸不同点在于电子传递链末端氧化酶是由一些特殊的酶代替细胞色素氧化酶，并将电子传给无机氧化物。

三. 化能自养微生物的生物氧化

化能无机营养型：

(一) 氨的氧化： NH_3 、亚硝酸 (NO_2^-) 等无机氮化物可以被某些化能自养细菌用作能源。

亚硝化细菌：将氨氧化为亚硝酸并获得能量。

硝化细菌：将亚硝氧化为硝酸并获得能量。

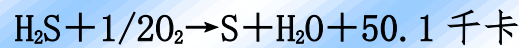
这两类细菌往往伴生在一起，在它们的共同作用下将铵盐氧化成硝酸盐，避免亚硝酸积累所产生的毒害作用。这类细菌在自然界的氮素循环中也起着重要的作用，在自然界中分布非常广泛。

电子传递过程（以亚硝酸氧化为例）： NH_3 、 NO_2^- 的氧化还原电势均比较高，以氧为电子受体进行氧化时产生的能量较少，而且进

行合成代谢所需要的还原力需消耗 ATP 进行电子的逆呼吸链传递来产生，因此这类细菌生长缓慢，平均代时在 10h 以上。

(二) 硫的氧化: 硫细菌能将元素硫或还原态硫化物 (H_2S 、硫代硫酸盐等) 氧化成硫或硫酸获得能量。为了与光合自养硫细菌区别常称为无色硫细菌。

1. 作用过程:



2. 能量的产生

(三) 氢的氧化: 氢是微生物细胞代谢中的常见代谢产物，很多细菌都能通过对氢的氧化获得生长所需要的能量。能以氢为电子供体，以 O_2 为电子受体，以 CO_2 为唯一碳源进行生长的细菌被称为氢细菌:



氢的氧化可通过电子和氢离子在呼吸链上的传递产生 ATP 和用于细胞合成代谢所需要的还原力 (见 P107)。氢细菌都是一些呈革兰氏阴性的兼性化能自养菌。它们能利用分子氢氧化产生的能量同化 CO_2 ，也能利用其它有机物生长。

产甲烷菌 (Methanogenesis) 和产乙酸菌 (Acetogenesis) 能以 CO_2 或碳酸盐为电子受体和碳源进行生长。这类细菌是严格厌氧菌

(四) 铁的氧化: 以嗜酸性的氧化亚铁硫杆菌 (*Thiobacillus ferrooxidans*) 为例:



从亚铁到高铁状态的铁的氧化，对于少数细菌来说也是一种产能反应，但从这种氧化中只有少量的能量可以被利用。因此该菌的生长会导致形成大量的 Fe^{3+} ($Fe(OH)_3$)。

(五) 化能自养微生物代谢特点: 化能自养菌的产能代谢中，被氧化的基质，脱氢、脱电子，直接进入电子传递链，即基质氧化直接与呼吸链发生联系；组成电子传递链的成员比异养菌更复杂，几乎每一种化能自养菌都有自己特定的电子传递链；产能较低。

四. 光能微生物的能量转换作用

(一) 光合色素

1. 种类

2. 光合色素的功能: 叶绿素对光合细菌捕获光能、吸收光能、放出电子；作为发生光化学反应的中心。

类胡萝卜素与藻胆素的主要功能: 捕获光能，传给叶绿素；保护叶

绿素或光合器免受光氧化作用损伤

3. 光合色素存在的部位

位于细胞质膜下的色素囊和载色体。

(二) 光合细菌的主要类群

蓝细菌及藻类：产氧型光合作用；

(三) 细菌的光合作用

光反应：把光能转化成化学能(ATP)，产生还原力 NADH_2 、 NADPH_2 。

暗反应：为酶促反应；不需光，利用光反应产生的 ATP、还原力 NADPH_2 ，使 CO_2 还原成有机物。

1. 光合磷酸化：光能转变为化学能的过程：光合磷酸化和氧化磷酸化一样都是通过电子传递系统产生 ATP。

(1) 循环光合磷酸化特点：光合细菌与绿色植物都存在有这种环式光合作用，只是反应中心叶绿素分子有所不同；循环光合磷酸化只产生 ATP，没有还原力 NADH 产生。

(2) 非循环光合磷酸化特点：蓝细菌、绿色植物具有此方式；非环式光合磷酸化既产生 ATP，又产生还原力 NADPH_2 ，同时由于水的光解，而有氧气放出，又称为放氧型光合作用。

2. 嗜盐菌紫膜的光合作用：一种只有嗜盐菌才有的，无叶绿素或细菌叶绿素参与的独特的光合作用。实验发现，在波长为 550-600 nm 的光照下，嗜盐菌 ATP 的合成速率最高，而这一波长范围恰好与细菌视紫红质的吸收光谱相一致。紫膜的光合磷酸化是迄今为止所发现的最简单的光合磷酸化反应。

3. CO_2 的同化（暗反应）自养微生物通过卡尔文循环完成（见第三节合成代谢）

第三节 微生物的合成代谢

合成代谢：微生物利用营养物分解过程中产生的能量、以及分解代谢中间物质，进行细胞物质以及代谢产物合成的过程。包括：糖的合成，脂肪的合成，氨基酸、蛋白质的合成。

合成的三个必要条件：能量、还原剂及小分子的前体物质

一、能量——ATP 的产生：合成作用需要大量能量，估计每生长 1 克细菌(干重)需要 20gATP。能量来源于生物氧化代谢及光能。

二、还原力的产生：细胞物合成中还原力主要为 NADH_2 和 NADPH_2 ，各类微生物产生 NADPH_2 方式：化能异养微生物可通过 EMP 和 TCA 环产生 NADPH_2 ，

但大量的还原力 NADPH_2 来自于 HMP 途径；化能自养细菌产生还原力十分复杂，出氢外其它无机物如： S 、 NH_4^+ 电位均低于 NADP ，故自养菌必须通过消耗能量逆电子链传递电子产生 NADPH_2 ；光能细菌通过光合作用产生还原力

三、小分子前体物

异养微生物从分解代谢中间体碳架物质供给细胞合成所需的小分子前体物质（如：磷酸己糖、磷酸戊糖、三碳糖等）。

自养微生物同化 CO_2 ，是通过卡尔文循环使 CO_2 还原成 6-磷酸果糖（小分子前体物）。

(1) 卡尔文循环的过程

(2) 卡尔文循环的特点： CO_2 固定中，5-磷酸核酮糖激酶及 1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶使自养生物所特有的关键酶。循环中，消耗能量和还原力，形成小分子前体物己糖，并再生出 CO_2 的受体 5-磷酸核酮糖。

第四节 微生物的固氮作用

固氮作用：把 N_2 还原成 NH_3 的过程。

生物固氮作用：分子态 N_2 在生物体内还原为氨的过程。

一、微生物固 N

(一) 固 N 微生物种类：生物固 N 作用是固 N 微生物的一种特殊生理功能。固氮的微生物都是原核微生物，可分为三类：

- ① 自生固 N 菌
- ② 共生固 N 菌
- ③ 联合固 N 菌

(二) 根瘤菌的固 N 作用

1. 根瘤菌的特征：

人工培养：G⁻，小杆状，有鞭毛可运动；

在根瘤中：形态较大且多样，常呈棒状或 X、Y、T 型。

2. 根瘤菌与豆科植物的共生固 N 过程：识别→侵入→根瘤的形成→成熟

二、固 N 作用机理：

各种固 N 微生物进行固 N 作用的总反应：

固 N 作用的特点：

(一) 固 N 酶

1. 固 N 酶的结构：固 N 酶是由铁蛋白和铁钼蛋白以 2:1 的比例组成。只有在铁蛋白和铁钼蛋白结合成复合体时才有固 N 活性。

2. 固 N 酶的特性：

固 N 酶遇氧都不可逆的失活；

铁蛋白、铁钼蛋白中各自都含有铁和硫原子，其中所含的硫原子在酸性条件下可形成 H_2S 放出，故把这种硫原子称为酸不稳定性硫原子；

固 N 酶具有催化多种底物的特性，不但可把 N_2 还原为 NH_3 ，也可把乙炔还原为乙烯，故可用气相色谱法测定固 N 酶活性。

(二) 固 N 作用机理

三. NH_3 的去向：固 N 菌固 N 产生 NH_2 后，在自生固 N 菌细胞中，则是通过谷氨酰氨合成酶与谷氨酸合成酶转化成氨基酸进而合成蛋白质。

共生固 N 菌：固 N 形成的 NH_3 如：根瘤菌，则通过包囊膜进入根瘤细胞质中，然后形成氨基酸，输送给植物其它部位，供植物利用，根瘤菌本身不消耗 NH_3 。