

## 第六章 微生物的代谢

## 代谢

物质代谢：合成代谢、分解代谢

能量代谢：产能代谢、耗能代谢

代谢产物作用：初级代谢、次级代谢

## 第一节 微生物对有机物的分解

外界环境中相对分子质量较小的有机物能被微生物直接吸收，而相对分子质量较大的有机物必须经过微生物分解为相对分子质量较小的有机物，才能被微生物吸收。

## 一、不含氮有机物的分解

较为重要的不含氮有机物中的淀粉、纤维素、半纤维素、果胶物质、木素和芳香族化合物等能被微生物分解。

## (一) 淀粉的分解

淀粉是葡萄糖通过糖苷键连接而成的一种大分子物质。淀粉有两类，一类是由  $\alpha$ -1, 4-糖苷键将葡萄糖连接而成的直链淀粉；另一类是在直链淀粉基础上，又产生由  $\alpha$ -1, 6-糖苷键连接起来产生了分支的支链淀粉。一般在自然淀粉中，直链淀粉约占10%~20%，支链淀粉约占80%~90%。在以淀粉作为生长碳源与能源的微生物中，它们能利用本身合成并分泌到胞外的淀粉酶，将淀粉水解生成双糖与单糖后，被微生物吸收，然后再被分解与利用。分解淀粉的酶种类较多，而且作用方式各异，目前按作用方式与特点可将淀粉酶分为几种类型。

1. 液化型淀粉酶（又称  $\alpha$ -淀粉酶） 此酶作用的结果是产生麦芽糖、含有6个葡萄糖单位的寡糖和带有支链的寡糖。由于它作用的结果使原来淀粉溶液的黏度下降，并且产物的构型是  $\alpha$ -构型，故称为液化型淀粉酶或称  $\alpha$ -淀粉酶。在微生物中，许多细菌、放线菌和霉菌均能产生液化型淀粉酶，而且还可以通过工业发酵的方式来生产淀粉酶，枯草杆菌通常用作  $\alpha$ -淀粉酶的生产菌株。

2. 糖化型淀粉酶 这是一类酶的总称。它们的一个共同特点是可以将淀粉水解成麦芽糖或葡萄糖，故名糖化型淀粉酶。目前已知这类酶至少包括下述三种：①淀粉-1,4-麦芽糖苷酶（又称 $\beta$ -淀粉酶）。故此酶作用于淀粉后的产物是麦芽糖与极限糊精；②淀粉-1,4-葡萄糖苷酶。此酶作用于直链淀粉后的产物几乎全是葡萄糖，作用于支链淀粉后的产物有葡萄糖与带有 $\alpha$ -1,6-糖苷键的寡糖。根霉与曲霉普遍都能合成与分泌此酶；③淀粉-1,6-糖苷酶（又称异淀粉酶）。此酶专门作用于淀粉分子中的 $\alpha$ -1,6-糖苷键，生成葡萄糖。

淀粉在上述四类酶的共同作用下，将淀粉完全水解成葡萄糖。目前已能利用微生物生产淀粉酶使之用于棉织物的淀粉脱浆，以及用酶法来代替酸水解法生产葡萄糖。

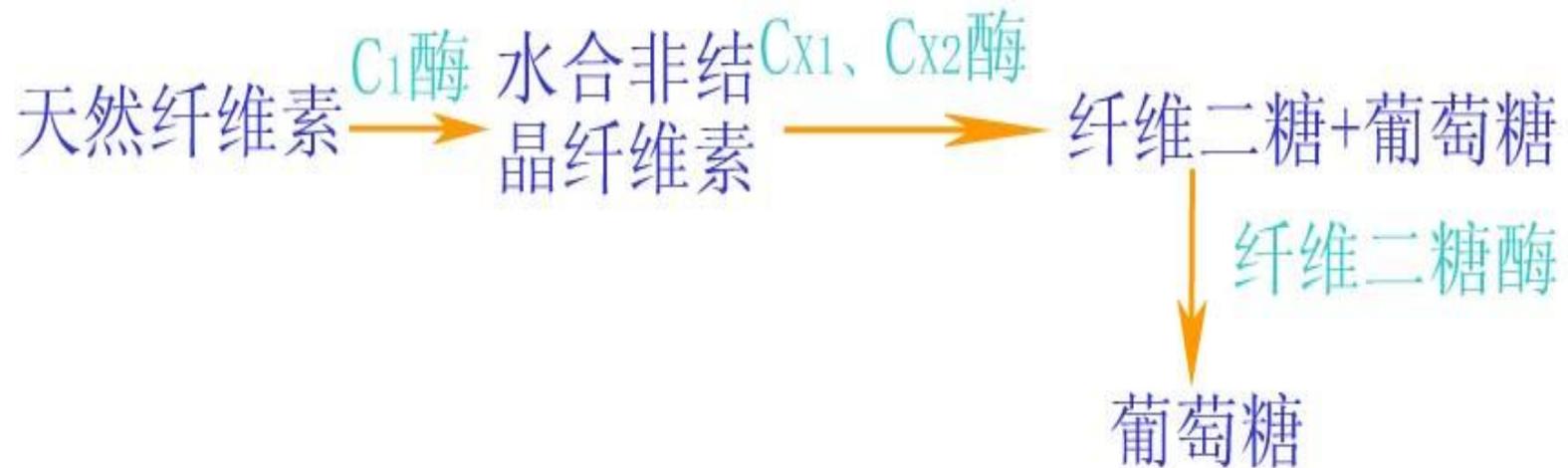
## （二）纤维素的分解

纤维素是一种由葡萄糖通过糖苷键连接而成的大分子化合物。它的相对分子质量更大，更不溶于水，均不能直接被人和动物消化，但它可以被许多真菌包括木霉、青霉、曲霉、根霉以及放线菌与细菌中的一些种分解与利用。细菌中常见的纤维素分解菌有黏细菌、梭状芽孢杆菌、瘤胃细菌、产琥珀酸拟杆菌、丁酸弧菌等。

# 第六章 微生物的代谢

华南师范大学

生命科学学院



## （三）半纤维素的分解

半纤维素也是植物细胞壁的重要组成成分，在植物体内的含量很高，仅次于纤维素，半纤维素是由戊糖（主要是木糖和阿拉伯糖）和己糖（主要是半乳糖和甘露糖）缩合而成的聚合物，有些种类植物在组成半纤维素的亚基中，还有糖醛酸（主要是半乳糖醛酸和葡萄糖醛酸）。

半纤维素比纤维素容易分解，能够分解它的微生物种类也比较多，例如细菌中的噬纤维菌，梭菌中的某些种类，真菌中的曲霉、青霉、木霉等的某些种类。半纤维素在相应酶的作用下，分解为相应的单糖。

## 二、含氮有机物的分解

在被微生物分解利用的含氮有机物中，较为重要的有蛋白质、壳多糖和尿素。这些有机物经过分解都产生氨。凡含氮有机物通过微生物分解产生氨的作用称为氨化作用（ammonification）。氨化作用在提供植物营养上有重要作用。

## 蛋白质的分解

蛋白质是由许多氨基酸通过肽键连接起来的大分子化合物，许多微生物可以通过胞外蛋白水解酶催化，将它们分解成短肽，短肽在肽酶的作用下进一步被分解成氨基酸。

蛋白酶对其作用基质有一定的专一性，不同蛋白质被不同的蛋白酶所分解。枯草杆菌能合成明胶酶与酪蛋白酶，因而它们能水解明胶与酪蛋白，大肠杆菌不产生这两种酶，故不能水解这两种蛋白质。

肽酶是一类作用于肽的酶，它使肽转变成氨基酸。

微生物对蛋白质的分解作用与人类的关系极为密切。土壤中含有的蛋白质物质，主要靠蛋白质分解菌分解，生成简单的含氮化合物，再供植物与微生物利用。在食品工业中，传统的酱制品，如酱油，豆豉、腐乳等的制作也都利用了微生物对蛋白质的分解作用。另一方面，微生物对蛋白质作用也对人类产生有害的作用，如食物的腐败、伤口的感染、化脓等。目前已能利用枯草杆菌、栖土曲霉、放线菌等微生物来生产蛋白酶，用它来进行皮革脱毛、蚕丝脱胶等，满足皮革、纺织等领域工业的需要。

## (一) 脱羧作用

许多微生物细胞体内通常都具有氨基酸脱羧酶，它可以催化氨基酸脱羧生成有机胺，有机胺在胺氧化酶的作用下，放出氨生成相应的醛，醛再氧化成有机酸，最后按脂肪酸 $\beta$ -氧化的方式分解，为机体生长提供必要的能量与小分子化合物。

## (二) 脱氨作用

脱氨基主要有氧化脱氨基（大肠杆菌等参与）、水解脱氨基（酵母菌等参与）和还原脱氨基（大肠杆菌等参与）三种方式。

1. 氧化脱氨基  $\text{CH}_3\text{CHNH}_2\text{COOH} + 1/2\text{O}_2 \rightarrow \text{CH}_3\text{COCOOH} + \text{NH}_3$
2. 水解脱氨基  $\text{RCHNH}_2\text{COOH} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{RCH}_2\text{OH} + \text{CO}_2 + \text{NH}_3$
3. 还原脱氨基  $\text{H}_0\text{OCCH}_2\text{CHNH}_2\text{COOH} \rightarrow \text{H}_0\text{OCCH}=\text{CHCOOH} + \text{NH}_3$

## 第二节 微生物的主要产能方式

微生物不同，其产能方式也不同。和其他生物一样，微生物机体内发生的化学反应基本上都是一些氧化还原反应，即在反应过程中，一部分物质被氧化，另外一部分物质被还原，在这个反应过程中伴随有电子的转移。根据电子的最终受体不同，可将微生物的产能方式分为发酵与呼吸两种主要方式，另外还有些自养微生物与光合微生物可以通过无机物氧化与光能转换即光合磷酸化的方式获得能量。

## 一、发酵

发酵是厌氧微生物在生长过程中获得能量的一种主要方式。在发酵过程中，有机物质既是被氧化的基质，又是氧化还原反应过程中的电子最终受体，并且这种作为电子最终受体的有机物通常都是被氧化基质不完全氧化的中间产物。这说明基质在发酵过程中氧化不彻底，发酵的结果仍积累某些有机物。

## (一) 乙醇发酵

在酵母菌的乙醇发酵里，葡萄糖经过糖酵解作用产生两个丙酮酸，丙酮酸再经脱羧、放出 $\text{CO}_2$ 生成乙醛，乙醛接受糖酵解过程中放出的氢而被还原成乙醇。因此在乙醇发酵过程中，一个葡萄糖最终转变成两个乙醇，放出两个 $\text{CO}_2$ ，同时净产生两个ATP：

## (二) 乳酸发酵

乳酸发酵是指乳酸细菌将葡萄糖分解产生的丙酮酸还原成乳酸的生物学过程。这时丙酮酸也是直接接受糖酵解过程中脱下的氢，使之还原成乳酸。

## (三) 混合酸发酵

许多微生物还能通过发酵将葡萄糖转变成琥珀酸、乳酸、甲酸、乙醇、乙酸、 $H_2$ 和 $CO_2$ 等多种代谢产物，由于代谢产物中含有多种有机酸，因此，将这种发酵称为混合酸发酵。

## 二、呼吸

呼吸是大多数微生物用来产生能量（ATP）的一种方式。与发酵相比，基质在氧化过程中放出的电子不是直接交给有机物，而是通过一系列电子载体最终交给电子受体的生物学过程称为呼吸。根据呼吸中电子最终受体的性质不同，可以将呼吸分为好氧呼吸与厌氧呼吸两种类型。

## (一) 有氧呼吸

以分子氧作为最终电子受体的呼吸称为有氧呼吸。

## (二) 厌氧呼吸

在厌氧呼吸里，作为最终电子受体的物质有 $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{SO}_4^{2-}$ 或 $\text{CO}_2$ 等无机物，或有延胡索酸等有机物。

## 1. 硝酸盐还原（反硝化作用）

以硝酸盐作为最终电子受体的生物学过程通常称为硝酸盐呼吸： $\text{NO}_3^- + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{NO}_2^- + \text{H}_2\text{O}$

能使硝酸盐还原的细菌通常称为硝酸盐还原细菌。

许多硝酸盐还原细菌在厌氧呼吸过程中，能使硝酸盐逐步还原成 $\text{N}_2$ ，这种由硝酸盐逐步还原成分子氮的过程称反硝化作用。反硝化作用会导致土壤中植物可利用氮（ $\text{NO}_3^-$ ）的消失，从而降低了土壤肥力，对农业生产不利。克服反硝化作用的有效方法之一是松土，保持土壤的疏松状态，排除过多的水分，保证土壤中有良好的通气条件等。

## 2. 硫酸盐还原（反硫化作用）

硫酸盐还原细菌如脱硫弧菌能以有机物作为氧化的基质，氧化放出的电子可以使 $\text{SO}_4^{2-}$ 逐步还原成 $\text{H}_2\text{S}$ 。这类细菌通常是以乳酸作为氧化的基质，但氧化不彻底，最终积累有机物质——乙酸，并放出 $\text{H}_2\text{S}$ ：

## 3. 碳酸盐还原（甲烷生成）

产甲烷细菌能在氢等物质的氧化过程中，以 $\text{CO}_2$ 作为最终的电子受体，通过厌氧呼吸最终使 $\text{CO}_2$ 还原成甲烷，这就是通常所说的甲烷发酵。但在产甲烷细菌的甲烷发酵中，电子传递方式与产能方式等还有待进一步研究。

## 三、无机物氧化

自然界存在一类微生物，能以无机物作为氧化的基质，并利用该物质在氧化过程中放出的能量进行生长。这类微生物就是好氧型的化能自养微生物，它们分别属于氢细菌、硫化细菌、硝化细菌和铁细菌。

## 四、光能转换

光能是一种辐射能，它不能被微生物直接利用，只有当光能通过光合生物的光合色素吸收与转变成化学能——ATP以后，才能用来支持生物的生长。可见光能转换是光合生物获得能量的一种主要方式。

光合色素是光合生物所特有的物质，它在光能转换过程中起着重要作用。光合色素有主要色素和辅助色素。主要色素是叶绿素或细菌叶绿素，辅助色素有类胡萝卜素与藻胆色素。

光合细菌有3种类型的光合作用：1. 依靠菌绿素的光合作用，如红螺菌，红硫菌，绿硫菌等。2. 依靠叶绿素的光合作用，如蓝细菌。3. 依靠菌视紫红质的光合作用，如盐细菌。

## 第三节 微生物固氮作用

空气中的氮气约占空气总体积的四分之一，这种氮原子不能直接被动物、植物和大多数微生物利用，但当它被还原成氨以后，可以被植物吸收和被微生物利用来作为生长的氮源。

## 一、固氮作用

固氮作用是地球上仅次于光合作用的第二个重要的生物合成反应。但已知只有一些原核微生物能固氮。固氮作用是指固氮微生物依靠其固氮酶系催化分子氮还原形成氨的作用过程。

## 二、固氮微生物的种类

固氮微生物种类有：能独立固氮的自生固氮菌、必须与其他生物共生才能固氮的共生固氮菌以及需要生活在植物根际、叶面或动物肠道等处才能固氮的联合固氮菌。

## 三、固氮机制

还原分子氮成氨的作用由双组分固氮酶

(dinitrogenase) 复合体催化。组分I为固氮酶，组分II为固氮酶还原酶。组分I和组分II都含有铁，但组分I还含有钼，所以组分I为铁钼蛋白，组分II为铁蛋白。

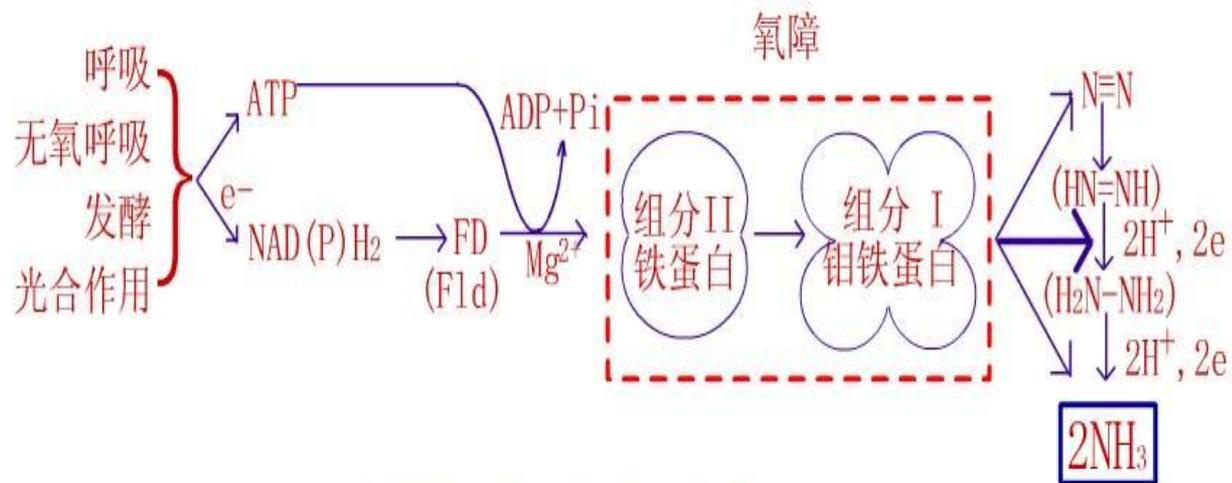
固氮的总反应式为：



# 第六章 微生物的代谢

华南师范大学

生命科学学院



固氮的生化途径

## 四、好氧固氮菌防止氧伤害其固氮酶的机制

好氧固氮菌是如何解决需氧但又必须防止氧伤害其固氮酶矛盾？已知有以下一些保护固氮酶免受氧伤害的机制：

### （一）固氮菌保护固氮酶的机制

#### 1. 呼吸保护

固氮菌属的许多细菌以其较强的呼吸强度迅速耗去固氮部位周围的氧，以使固氮酶处于无氧的微环境中而免受氧的伤害。

#### 2. 构象保护

有的固氮菌有一种起着构象保护功能的蛋白质——Fe-S蛋白质II，在氧分压增高时，它与固氮酶结合，此时，固氮酶构象发生改变并丧失固氮活力；一旦氧浓度降低，该蛋白便自酶分子上解离，固氮酶恢复原有的构象和固氮能力。

## (二) 蓝细菌保护固氮酶的机制

进行产氧光合作用的蓝细菌普遍有固氮酶能力，其具有独特的保护固氮酶机制。分化有异形胞的丝状蓝细菌在异形胞中进行固氮作用。异形胞是部分蓝细菌适应于有氧条件下进行固氮作用的特殊细胞。它有很厚的细胞壁，缺乏氧光合系统II，有高的脱氢酶和氢酶活力，这些特性使异形胞保持高度的无氧或还原状态，固氮酶不会受氧的伤害。此外，异形胞还有很高的超氧化物歧化酶活力，有解除氧毒害的功能；其呼吸强度也高于邻近的营养细胞。

## (三) 根瘤菌保护固氮酶的机制

与豆科植物共生的根瘤菌以类菌体 (bacteroids) 形式生活在豆科植物根瘤中，根瘤不仅提供根瘤菌以良好的营养环境，还为根瘤菌固氮酶提供免受氧伤害的场所。类菌体周围有类菌体周膜 (peribacteroid membrane, pmb) 包着，膜上有一种能与氧发生可逆性结合的蛋白——豆血红蛋白 (leghaemoglobin, Lb)，它与氧的亲和力极强，起着调节根瘤中膜内氧浓度的功能，氧浓度高时与氧结合；氧浓度低时又可释放出氧，从而既保证了类菌体生长所需的氧，又不致对其固氮酶产生氧伤害。

## 第四节 微生物细胞物质的合成

微生物的生长过程包括营养物质的分解与细胞物质的合成。营养物质的分解过程除了为机体生长提供能量以外，还能为机体生长提供物质合成所需要的还原力与小分子前体物。能量、还原力与小分子前体物通常又称为细胞物质合成的三要素。

## 异养细菌细胞物质合成

在细胞物质合成过程中的化学反应虽然不清楚有多少，但可以肯定有上千个，其中少数自发进行，但大多数由酶催化，一般来讲在异养细菌中可以把这种合成过程分为三级。

第一级是降解反应，有许多酶可以把多糖分解为葡萄糖，再将葡萄糖分解为相对分子质量较小的含碳化合物，其中有C1、C2、C3、C4、C5、C6、C7等化合物，这些反应由分解酶催化，在反应过程能产生能量，也提供合成过程所需要的碳的骨架。

第二级是小分子合成反应。在第一级反应中所形成的许多含碳化合物可以经过一系列酶的催化，合成小分子化合物。例如氨基己糖、氨基酸和核苷酸，这些都是合成各种大分子的基本成分，在小分子合成反应过程需要消耗能量。

第三级是把小分子化合物转变为大分子化合物如蛋白质、核酸、多糖等。当这些化合物在细胞内达到足够数量时，细菌就进行生长繁殖。



# 谢谢!