

嗜 盐 细 菌

周 培 瑾

(中国科学院微生物研究所,北京)

在讨论嗜盐菌之前,首先应该明确哪一类细菌为嗜盐菌。根据 Kushner^[1]等人的意见,把细菌与盐的关系列表 1。

表 1 不同的微生物对盐 (NaCl) 的反应

分 类	生长最适 NaCl 浓度	代 表 菌
非嗜盐菌	0.2M 以下	常见细菌
嗜盐菌	弱嗜盐菌 0.2—0.5M	海洋细菌
	中度嗜盐菌 0.5—2.5M	<i>Micrococcus halobius</i>
	极端嗜盐菌 2.5—5.2M	<i>Halobacterium Salinarium</i> <i>Staphylococcus aureus</i>
耐盐菌		

表中把生长在 0.2—5.2 M NaCl 浓度中的细菌统称为嗜盐菌。在微生物学范畴内 extremely halophilic bacteria 或 halophilic bacteria 或 halobacteria 同属一个意义的学术专有名词,即指对 2.5M 以上 NaCl 浓度有特殊适应能力的细菌。这类细菌生活在盐湖、盐碱湖和海水中,用盐腌制的食品中也常发现这类微生物。

生活在高浓度溶质中的细菌到底具有哪些功能才使它们获得如此特殊的生活能力?概括讲约有三种功能^[2]。①生物体本身的隔离作用,

即细胞壁或原生质膜阻碍盐从细胞外进入细胞内。②生物体的保护作用,即细胞内的生理功能和代谢活性不为 Na^+ 的毒害作用所影响。③生物体的变异作用,即细胞内功能只有在高浓度盐条件下才能表现出最高活性。

本文叙述的主要内容是极端嗜盐菌 (Halobacteria) 的生态习性、分类学特征和主要生理生化特性,以及目前对极端嗜盐菌的研究动态。

(一) 嗜盐菌的生态习性和分类学

地球表面除广阔的海洋 (海水中盐浓度为 3.5—3.8%) 之外,陆地上还嵌布着许多盐池、盐湖和盐碱湖。闻名于世的死海含盐量高达 31.5%,我国西藏、青海和内蒙古等地都有数量众多的含盐量高的盐湖和盐碱湖。初步调查,在这些盐域环境中都有微生物生长,且盐碱湖中生活的菌量往往高于盐湖。

嗜盐菌除需钠盐外,还需钾盐 (KCl),镁盐 (MgSO_4 或 MgCl_2) 等。嗜盐菌多是好气化能异养,以氨基酸或碳水化合物为能源。细胞含类胡萝卜素,菌体呈红、桃红、紫色,不运动或丛鞭毛运动,革兰氏阴性。嗜盐菌是一种多

形态类型的微生物，除常见的杆菌、球菌外（随盐浓度和生长时间的不同，杆菌的形态常发生变化），还有方形、盘状和三角形态的细胞。

Larsen (1984)^[3] 把嗜盐菌科 (*Halobacteriaceae*) 分为两个属，嗜盐杆菌属 (*Halobacterium*) 和嗜盐球菌属 (*Halococcus*)。在这两个属中仅有几个种被正式承认。Grant^[4] 及其合作者 (1982—1984) 分离获得碱性嗜盐菌，其最适生长 pH 为 9—10，生长时只需很低的 Mg⁺⁺。为此，他们在嗜盐菌科中提出了两个新属，*Natronobacteria* 和 *Natronacoccus*。Torreblanca^[5] 等 (1986) 根据非碱性嗜盐杆菌形态上的差异、对碳源利用的差别、细胞脂类化合物的不同及细胞核酸中 G + C 克分子 % 含量的多少等，在嗜盐杆菌属的基础上，把嗜盐杆菌分成三个属：*Halobacterium*, *Haloarcula* 及 *Haloferox*。在 1988 年出版的《Bergey's Manual of Systematic Bacteriology》第三册中，Grant 和 Larsen 把嗜盐菌正式定为六个属 (Larsen 寄给本文作者的手稿和通讯)。

根据生物化学、分子生物学和遗传学研究所取得的丰富资料表明，嗜盐菌、甲烷菌 (*methanogenic bacteria*) 和嗜酸嗜热菌 (*thermoacidophile*) 等是既有别于原核生物，又不同于真核生物的第三类生物——古细菌 (*archaeabacteria*)。

（二）嗜盐菌的主要生理生化特性

1. 嗜盐菌对盐的需要：*Halobacteria* 生活中不仅需要高浓度 Na⁺，而且还需要适当浓度的 K⁺，以维持细胞内外盐浓度的平衡。如 *Halobacterium cutirubrum* 生活环境（细胞外），Na⁺ 和 K⁺ 浓度分别为 3.3M 和 0.05M，而细胞内 Na⁺ 和 K⁺ 浓度分别为 0.8M 和 5.33M。细胞内 K⁺ 的浓度是细胞外的 100 倍以上，细胞外 Na⁺ 的浓度是细胞内的 4 倍。据此人们很自然地会想到这种菌有很灵巧地排钠吸钾的生理特性存在。另外，嗜盐菌对 Mg⁺⁺ 的需要常常也是不可缺少的。

不同菌株对盐浓度的反应各有差异。NaCl 浓度的不同，会导致菌的最适生长温度发生变

化，从而使嗜盐菌中许多酶的活性的最适温度发生变化。

实验表明，嗜盐菌的生理功能，许多酶的活性和稳定性，核蛋白的稳定性和功能都需要一定浓度的 NaCl 和 KCl 来维持。

嗜盐菌对盐的依赖性，应当认为是数万年来它们对生活环境的适应性所造成的。

2. 嗜盐菌的酶：嗜盐菌细胞内具有相当高浓度的和不同种类的盐，因此嗜盐菌中许多或者说大部分酶都需要盐来维持其活性和稳定性。按照盐浓度来讲通常有以下三种情况^[2]。
①以较高浓度 (1M) 盐维持酶活性，在 2—4M 浓度的盐溶液中有最大的酶活性。如天门冬氨酸转氨甲酰酶、许多氨基酸的活化酶以及与细胞膜相连接的某些酶。
②在中度 (0.5—1.5M) 盐浓度下具有酶活性。例如异柠檬酸脱氢酶，在盐浓度高于 1.5M 时，其活性被抑制。
③在缺盐条件下呈现酶活性；在高浓度盐环境下强烈地抑制酶活性。如脂肪合成酶，依赖于 DNA 的 RNA 聚合酶等。

尽管 K⁺ 和 Na⁺ 对某些酶活性具有同等效应^[6,12]，但已研究过的许多嗜盐酶中，需要 K⁺ 离子者比需要 Na⁺ 离子者为多。同时，某些离子的适当浓度对维持某些酶活性的最适条件具有一定的意义。例如，苹果酸酶在 1M 的 NH₄Cl 中具有最适酶活性。柠檬酸合成酶在高浓度单价离子中才能维持活性，在两价离子 (Mg⁺⁺、Ca⁺⁺) 中，只需低浓度即可维持活性。嗜盐酶一旦失去盐，就失去活性，而且这种失活往往是不可逆的。

3. 嗜盐菌的紫膜：紫膜 (purple membrane) 是嗜盐菌细胞结构的一大特征。它是一个简单而精巧的光能转换器。自 Stoeckenius^[7] (1973) 报导紫膜的研究后，每年有数十篇关于紫膜研究的文章发表。

紫膜接受光能，趋动细胞内质子，形成电位梯度，产生能量。为细胞活动提供的能量可以合成 ATP，排出细胞内 Na⁺，吸收环境中的 K⁺ 等。紫膜合成量的多少与细菌生活的基质、光照和通气条件有关。如果在细胞生长对数期

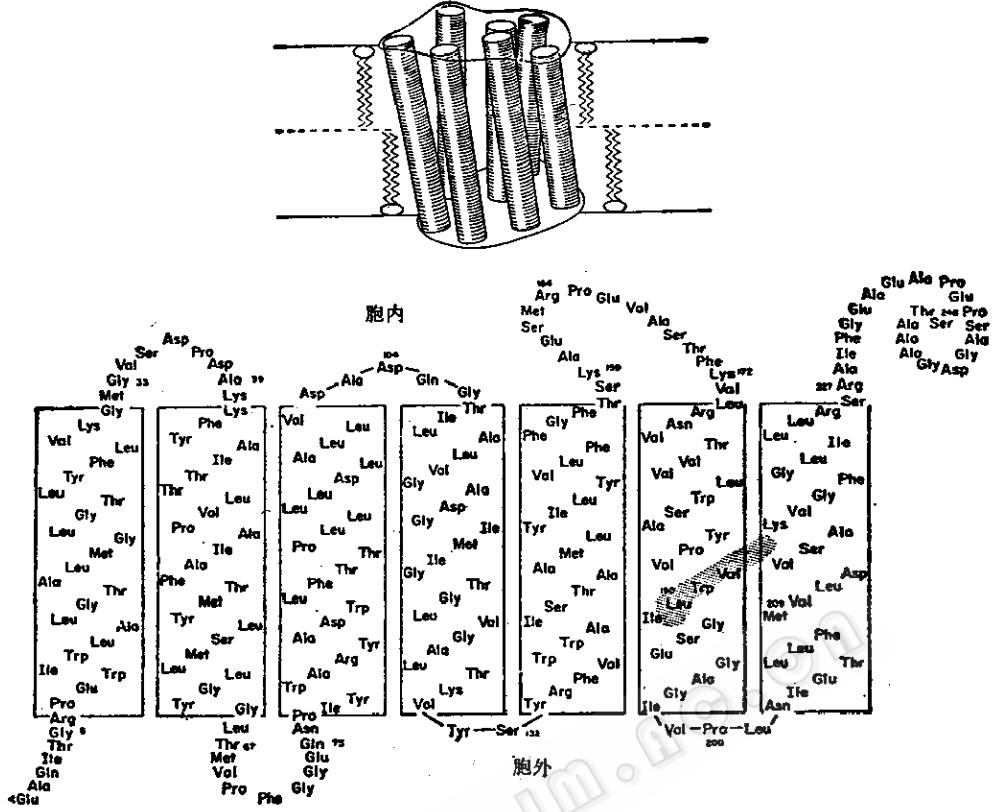


图1 细菌视紫红质结构模拟图(上)和氨基酸序列(下)

的后期给予光照并限制性供氧，可使紫膜含量占膜总量的 51%。

紫膜是完全不同于叶绿素的另一类光合色素。它由 25% 的脂（包括极性和非极性两种脂）和 75% 的蛋白质组成。此种蛋白是一个单一蛋白，分子量为 26000，由 248 个氨基酸组成。在第 216 位氨基酸（赖氨酸）上接着一个视黄醛分子（retinal）。这个蛋白质类似哺乳动物眼睛中的视紫红质（rhodopsin），因而把它称做细菌视紫红质（bacteriorhodopsin）。Henderson^[8] 假设出一个模型，认为这个蛋白质是由一个七柱螺旋体组成（图 1），每个螺旋体由氨基酸片断连接。

随着对紫膜结构组成和功能的了解，人们对紫膜在人类生活和生产中的应用之前景提出过美好的设想。如，紫膜作为信息材料在未来更高速的计算机上应用已为科学家们所注目，在这方面的研究工作已广泛开展。

(三) 嗜盐菌是古细菌

长久以来，生物科学家们根据细胞核的特征，把生物分成原核和真核两大类。Woese^[9,10] 及他的同事们用实验证实，生物界的发育不是一个简单的由原核生物发育到更完全更复杂的真核生物的过程。他们认为生物界明显地存在三个发育不同的基因系统：真细菌（eubacteria）——原核生物、真核生物（eukaryote）和新近提出的一个生物类型——古细菌（archaeabacteria）。从发育的观点看，这三个类型中任何一类都不比其它两类出现得更古老，它们是由一个尚不明确的原始祖先在大约 35 亿年前各自发育而来的。

就目前的研究情况分析，古细菌包括甲烷菌，嗜酸嗜热菌和嗜盐菌。这三个类型的微生物都生活在特殊环境中，因此，对这些微生物进一步研究使人们改变有关早期生物进化的认识，揭示生物进化潜藏的奥秘具有重要意义。

表2 古细菌的性质

	古细菌	真细菌	真核生物
tRNA 共同臂上的胸腺嘧啶	无	一般有	一般有
二羟尿嘧啶	除一种外均无	一般有	一般有
蛋白质开始的氨基酸	甲硫氨酸	甲酰甲硫氨酸	甲硫氨酸
核糖核蛋白体的亚基	30S, 50S	30S, 50S,	40S, 60S
延长因子	能与白喉毒素反应	不能与白喉毒素反应	能与白喉毒素反应
氯霉素	不敏感	敏感	敏感
茴香霉素	敏感	不敏感	敏感
16S(18S) rRNA 的 3' 位上有无结合 AUCACCUCU 片段	有	有	无
RNA 聚合酶的亚基数	9—12	4	12—15
细胞膜中脂类	醚键, 有分枝的直链	酯键, 无分枝的直链	酯键, 无分枝的直链
细胞壁	种类多样 无胞壁酸	种类多样 含胞壁酸	动物无细胞壁 其它的种类多样

过去 10 年中, 生物科学(包括生物化学, 分子生物学和遗传学等)的研究成果认为古细菌的分子生物学特征大体情况是: 古细菌具有原核细胞组织结构, 但与真细菌又有明显的差异。如 rRNA, tRNA 和核糖体蛋白序列不同, rRNA 和 tRNA 甚至可能包括蛋白质在内都存在着间质序列。另外, 在细胞膜组分及结构上, 古细菌与真细菌也是不同的, 主要差异见表 2^[1]。

嗜盐菌的细胞壁、细胞膜具有特殊的生理功能, 膜内外具有不同种、不同浓度的盐, 并由盐来维持膜结构的稳定性和细胞活性。膜含有特殊的脂类化合物, 如磷脂酰甘油类似物, 二植烷醚、磷酸甘油脂等。醚键化合物是嗜盐细菌细胞结构不同于真细菌的另一重要特征。

嗜盐微生物独特的生活能力和细胞中独具特色的生化组成和结构, 引起许多科学家的研究兴趣。我国具有广阔的盐域环境和比较丰富的嗜盐微生物资源, 这些将有待于我国科学工作者进一步地开发和探索。

参 考 文 献

- [1] Kushner, D. J.: Life in high salt and solute concentrations, in "Microbial life in extrem environments" (D. J. Kushner ed.), P. 317—368, Academic press, London, 1978.
- [2] Herbert, R. A. et al.: Microbes in extreme environments: in "Halotolerant and halophilic microbes" (Reed, R. H. ed.), P. 55—81, Academic press, London, 1986.
- [3] Krieg, N. R. et al.: "Berger's manual of systematic bacteriology," vol. 1, P. 261—167, London, 1983.
- [4] Tindall, B. J. et al.: *Syst. Appl. Microbiol.*, 5: 41—57, 1984.
- [5] Torreblanca, M. et al.: *Syst. Appl. Microbiol.*, 8: 89—99, 1968.
- [6] Woese, C. R. et al.: "The Bacteria" In "The Halobacteriaceae" (D. J. Kushner ed.), vol. 8, P. 171—206, Academic press, 1985.
- [7] Stoeckenius, W. et al.: *J. Cell Biol.*, 38: 337—357, 1973.
- [8] Hendereson, R. et al.: *Nature*, 257(4): 28—32, 1975.
- [9] Dennis, P. P.: *Bacteriol.*, 168: 471—478, 1986.
- [10] Kandler, O.: "Archaeabacteria" in "Archaeabacteria and cellular origins, an overien" (Woese, C. R. ed.), P. 1—17, New Youk, 1982.
- [11] 沈越弘毅: 化学与生物, 24(3): 191—197, 1986。
- [12] 增井正幹等: 好盐微生物, 医達出版社株式会社, 1979。