

知识介绍

细菌的鞭毛结构及其运动机制

刘 荫 武

(云南农业大学, 昆明)

在螺旋菌、弧菌及多数杆菌和少数球菌的细胞表面, 生长着细长、螺旋状弯曲的丝状结构, 称为鞭毛。它是细菌的运动器官。

鞭毛的长度可超过菌体若干倍, 最长可达 $70\mu\text{m}$, 但是直径很细, 一般为 $10-20\text{nm}$, 因此必须用电子显微镜才能详细检查^[1]。如果用特殊染色法, 媒染剂把染料分子附着在鞭毛上(现在多用 Fontana 氏染色法, 过去常用 Leifson 氏染色法), 使鞭毛加粗, 用光学显微镜也能看到。此外, 通过半固体培养的扩散生长、普通显微镜的悬滴检查和暗视野映光法均可初步确定细菌有无鞭毛。

鞭毛的数目与着生位置是细菌种的特征, 在分类与鉴定上具有重要意义。一般按鞭毛的数目与分布情况, 可把具有鞭毛的细菌分为一端单鞭毛菌(如假单胞菌属)、两端单鞭毛菌(如鼠咬热螺菌)、一端丛鞭毛菌(如绿脓杆菌)、两端丛鞭毛菌(如红色螺菌)和周鞭毛菌(如大肠杆菌)。

鞭毛的主要化学成分是蛋白质, 为良好的抗原物质(H-抗原), 而各种细菌鞭毛蛋白的氨基酸种类与排列顺序的不同又引起抗原性质上的差异, 因此通过血清学反应, 也可以进行细菌的分类鉴定。

鞭毛是细菌细胞表面的结构, 它不仅有利于细菌本身的生存, 在分类鉴定和研究生物进化上也有重要意义。近年来研究报告较多, 本文仅对鞭毛的结构、基因与合成、机能和趋避行为等方面略加综述。

(一) 鞭毛的基本形态与结构

由于近代科学技术的应用, 对鞭毛的基本形态结构已经有了比较清楚的认识。

活细菌的鞭毛呈螺旋状, 每一种细菌的鞭毛, 其波长和振幅比较恒定^[2], 而改变鞭毛蛋白

氨基酸的种类和顺序, 都能引起波长和振幅的变化^[3]。

高频振荡, 可以把鞭毛从细胞表面折断, 这样不能看到基体的结构; 而用比较温和的方法(渗透溶解或表面活性剂处理), 才能连基体完整地分离出来。

细菌的鞭毛是由远端的鞭毛丝、近端的鞭毛钩和埋置在细胞壁与细胞膜中的基体组成的。

1. 鞭毛丝: 亦称丝状体, 位于鞭毛钩以外的远端部分。X-射线衍射研究表明, 它是直径 13.5nm , 长约 $20\mu\text{m}$ 的中空螺旋丝状结构。一般波长 $2-3\mu\text{m}$, 振幅 $0.2-0.6\mu\text{m}$ 。与细菌的菌毛相似, 是由鞭毛蛋白(flagellin)亚单位围绕着中空的髓部(core)组装而成螺旋状结构。

2. 鞭毛钩: 也称钩形鞘, 是连接于鞭毛丝基部与基体之间的部分。直径稍大于鞭毛丝, 约 17nm , 长约 45nm , 呈弯曲的筒状结构, 是鞭毛的第二种多肽组成的多聚体。

3. 基体: 又称基粒, 连接于鞭毛钩的近端, 埋置于细胞壁和细胞膜中, 是鞭毛最复杂的结构, 大约由十个多肽组成。它包括一条中心杆和与其相连的 $2-4$ 个环。中心杆直径 7nm , 长约 27nm 。在革兰氏阴性杆菌有四个环: L环固定于细胞壁外层, P环固定于细胞壁内层, S环固定于细胞壁与细胞膜之间, 而M环则镶嵌在细胞膜中或恰在细胞膜的内表面。在革兰氏阳性细菌, 由于细胞壁均质、不分层, 并且具有较厚而致密的肽聚糖, 足以支持鞭毛运动而失去了L与P环, 所以只有S和M环。这两个环的固定方式和位置与革兰氏阴性细菌相同。革兰氏阴性与革兰氏阳性细菌鞭毛基体的差异, 表明S与M环是鞭毛基体功能的必须部件。

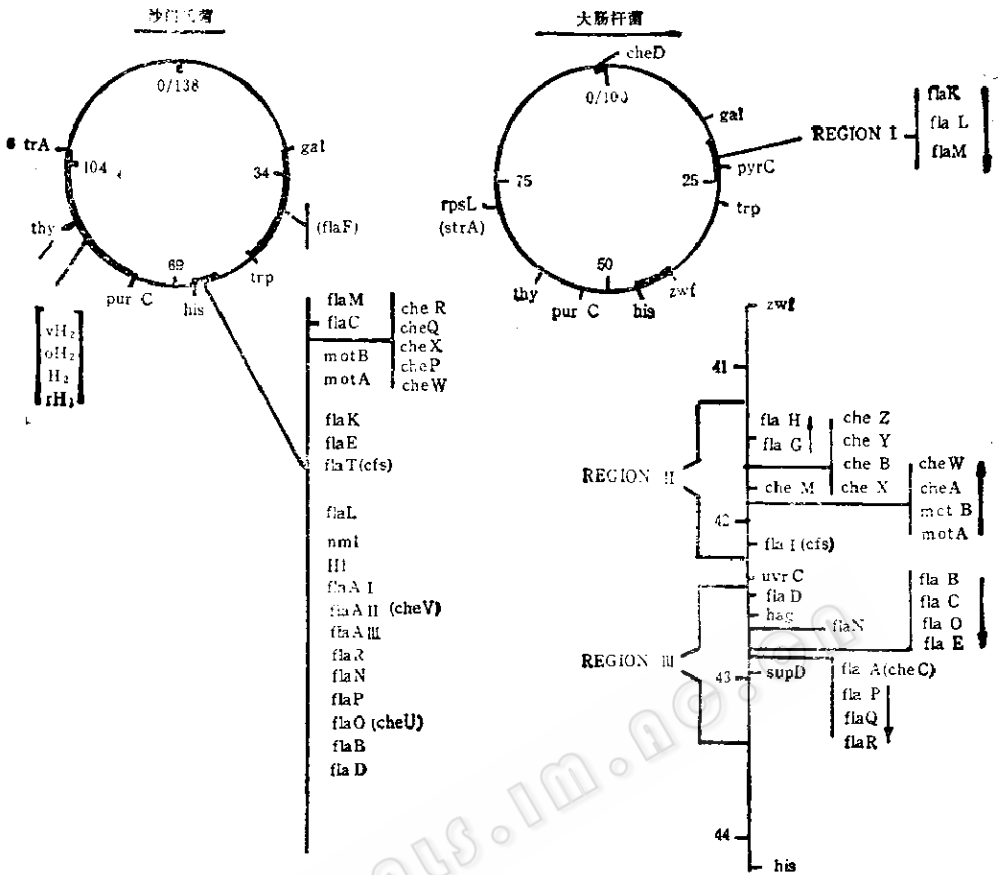


图1 大肠杆菌和沙门氏菌鞭毛基因的分布

此外,也有少数细菌的鞭毛,表面被一层细胞膜而明显加粗,称为有鞘的鞭毛(Sheathed flagella)。也有少数细菌在一定条件下,除一端着生一根有鞘的鞭毛外,也生长着一般的周鞭毛,这种细菌的鞭毛称为混合鞭毛(如费氏发光杆菌)^[4]。

(二) 鞭毛的基因与合成的基因控制

1. 鞭毛的基因: 与其它生物的性状一样,细菌鞭毛的形成和变异也是由基因控制的。应用细菌转导、接合与高频重组试验,可以对鞭毛的形成与变异进行基因分析。现在已从大肠杆菌、沙门氏菌和枯草杆菌等分离到鞭毛的基因。这些基因可以分为三个片段: H(沙门氏菌和枯草杆菌)或 hag(大肠杆菌)、fla 和 mot 片段。大肠杆菌与沙门氏菌的鞭毛基因分布相似(如图1),均存在于 his 操纵子附近,但是顺序有差异。鞭毛丝形成基因,在大肠杆菌为 hag 基

因(接近 43 的位置);而在沙门氏菌为 H₁(在 55 附近)和 H₂(约在 80 的位置)。其它结构基因为 fla 基因。fla⁻ 基因的表现型不形成鞭毛。mot 基因产物似乎是决定鞭毛的运动性,因为 mot⁻ 基因的表现型为完整但不能运动的鞭毛。Che 基因(从趋化紊乱突变型分离到的基因)产物在细菌感觉信息传导中有调节作用。

2. 鞭毛的合成与装配: 鞭毛丝是由单一基因(H 或 hag 基因)翻译成的鞭毛蛋白装配而成。鞭毛丝是具有极性的结构,其近端呈圆形,远端为缺刻状。鞭毛蛋白在细胞质合成后,沿中空的髓部转移到鞭毛丝末端,按左旋方向装配成螺旋状鞭毛丝。这种末端生长的特点,可用标记氨基酸验证,也可用氨基酸类似物 P-氟苯丙氨酸引起末端更弯曲的鞭毛得到证实。

鞭毛丝亚单位的结合比较灵活,在 pH 值 2—4,温度 58—70℃ 的条件下,可以分解成鞭

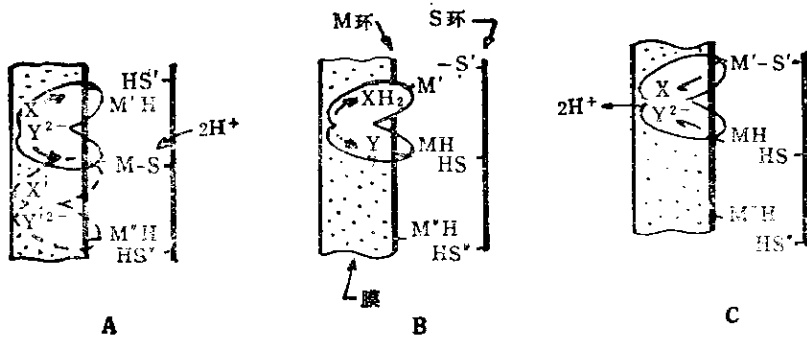


图 3 与鞭毛旋转“发动机”有关的直接质子移动氧化还原环的模式图

M 和 S 环表面残基相互特异作用,两个环由化学键结合 M-S,由于氧化还原酶的作用,该键可以形成,也可以断裂。X 为氢的载体,Y 为电子载体。

- A. 从外界环境进入二个质子,并与 Y 转移的二个电子结合,由于还原作用, M-S 键断裂; B. 由氧化作用(二个氢与 X 载体结合), M-S 键再形成; C. 二个电子与 Y 载体结合,二个质子进入细胞内。

由于质子进入,M 环以垂直箭头方向转动,若质子以相反方向移动,则 M 环也以相反方向转动。

细胞膜的质子移动力 (protonmotive force)^[17], 而真核生物的鞭毛运动是依赖于消耗 ATP (见图 3)。

如图 3 所示,该假设可用质子移动的氧化还原环表示:M 与 S 代表基体的 M 和 S 环,X 与 Y 是细胞膜中氢和电子的载体,两者移动方向相反,最后结果是质子易位和质子流出 (proton flux) 而产生质子移动力来推动 M 环的转动。M 环转动所需的动力,实际上很小,只相当于距离 3nm 的两个电子间的作用力^[18]。

(四) 细菌运动的趋避行为

在细菌悬液中,有鞭毛的细菌受环境条件刺激而改变运动速度与方向,使之移向并聚集在较适宜的生存环境中,这种现象称为菌的趋避行为。引起细菌趋向反应的物质(大部分属于营养物质)称为引诱剂;而引起忌避反应的物质(如有毒物质)称为忌避剂。趋避反应使细菌聚集在更适宜的物质浓度梯度部分(如趋化性、趋氧性、趋光性和避、趋温性等),以求更好的生存。不同的细菌对各种物质的趋避反应不同,每种细菌都有其特殊的趋避谱^[9]。

现在研究发现许多趋避剂的关键成分^[4]与某些细胞的结合蛋白质能够特异结合,它就是该趋避剂的受体。两者特异结合又引起某种反应(如蛋白质的磷酸化),而这种反应就是趋避

剂的信号,启动鞭毛“发动机”,调整鞭毛旋转方向,因而发生趋避反应(如图 4)。

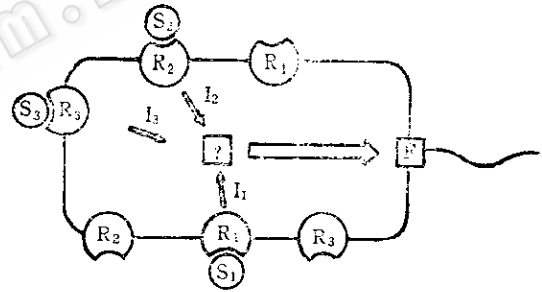


图 4 细菌趋避反应的受体假说

S_1, S_2, S_3 : 趋避剂 R_1, R_2, R_3 : 趋避剂的受体
 I_1, I_2, I_3 : 信息 中央转换装置 F: 鞭毛基体

细菌的趋避行为提出了一个特殊的问题:

微小的微生物是如何感觉不同距离的物质浓度差异的? 最近实验证实,细菌并非利用细胞两端感觉浓度之差,而是因为具有短暂的浓度梯度感觉系统 (temporal-gradient-system),即一种暂时记忆装置,使它比较时间间隔与浓度差异。该记忆装置有几十秒的衰减时间,例如某菌以 $30 \mu m/s$ 的速度运动,若衰减时间为 60 秒,则该菌就能比较 1.8mm (约相当于细菌长度的 1000 倍) 远的浓度差异。因此,可以说细菌具有空间感觉系统 (spatial-sensing-system)^[19]。

(下转第 279 页)

(上接第 314 页)

以上所述是细菌鞭毛的主要特性。在原核生物中,游动放线菌科的某些孢子也具有鞭毛,能够运动,其鞭毛形态和运动方式与细菌相似^[10];另外,原核生物还有其它运动方式,如螺旋体借轴丝收缩而运动;滑动细菌借菌体一端与固体表面接触而滑动;粘球菌则在有薄层水的固体表面分泌表面活性物质,使菌体变形而运动等。总之,原核生物的鞭毛有许多特点,它与真核生物的鞭毛比较,机能相似而结构不同;若与细菌的菌毛相比,结构相似但机能不同。

参 考 文 献

1. 武汉大学、复旦大学生物系编:微生物学(第二版),高等教育出版社,北京,39—47 页,1980。

2. Freeman B A: Textbook of Microbiology, 21th Ed. W B Saunders Co., p.20—27, 1979.
3. 程皆能主编:微生物生理学,复旦大学出版社,上海,3—9 页,1987。
4. Stanier RY: The Microbiol World, 5th Ed. Prentice-Hall, p.166—176, 1986.
5. Rogers H J: Bacterial Cell Structure, V.N. R. Co. Ltd.p.69—82, 1983.
6. Berg H C: *Nature*, 254: 389—392, 1975.
7. Silverman M and M Simon: *Nature*, 249: 73—74, 1974.
8. Amos W B and J G Duckett: Symposia XXXV of The Society for Experimental Biology: Prokaryotic and Eukaryotic Flagella, The Oxford University Press, p.1—33, 1982.
9. Mitchell P: *Science*, 207: 1148—1159.
10. 阮继生:放线菌的分类基础,科学出版社,北京,9—10 页,1977。