

# 细菌细胞壁肽聚糖的分类\*

和 致 中

(云南省微生物研究所, 昆明 650091)

关于肽聚糖的基本结构已有许多陈述<sup>[1-3]</sup>, 本文不拟重述。本文着重介绍细菌细胞壁肽聚糖的分类。

众所周知, 肽聚糖的结构可以粗分为两部分, 即由聚糖链和肽两个部分构成。如果细分, 则可分成三个部分, 即肽部分再分为肽亚单位和间肽桥 (interpeptide bridge) 两个部分<sup>[4,5]</sup>。

## (一) 革兰氏阳性和阴性菌的肽聚糖

通过对许多不同的革兰氏阴性菌肽聚糖的肽链部分氨基酸组成与顺序的研究表明, 阴性菌的肽聚糖结构变化不大, 它们肽聚糖中只含有以 1:1:1.5—2.0 比率的 D-Glu、m-Dpm 和

D,L-Ala。因此认为所有的阴性菌的肽聚糖都属于同一类型, 即如图 1 所示的直接连接的 Al $\gamma$  型<sup>[6]</sup>。但革兰氏阳性菌与之相反, 它们的肽聚糖中肽链的组成与结构排列有很大变化。下面将按 Schleifer<sup>[6]</sup> 提出的分类系统, 分别介绍肽聚糖的变化及其分类。

## (二) 革兰氏阳性菌肽聚糖的分类

根据连接在 N-乙酰胞壁酸上的相邻的两条短肽(肽亚单位)之间交联方式的不同, 将肽聚糖分为 A、B 两群。

A 群: 一条肽亚单位的 3 位与另一肽亚单位的 4 位氨基酸之间交联。

A1 亚群: 一条肽亚单位的 3 位氨基酸的  $\omega$ -氨基与另一条肽亚单位的 4 位 D-Ala 的羧基直接交联。

A1 亚群的变化: 根据一条肽亚单位的 3 位上氨基酸的种类, A1 亚群肽聚糖又分为 3 个变异型, 即 Al $\alpha$ 、Al $\beta$  和 Al $\gamma$ (图 1)。

A1 亚群的变异型<sup>[7-8]</sup>

Al $\alpha$ 型	L-Lys
Al $\beta$ 型	L-Orn

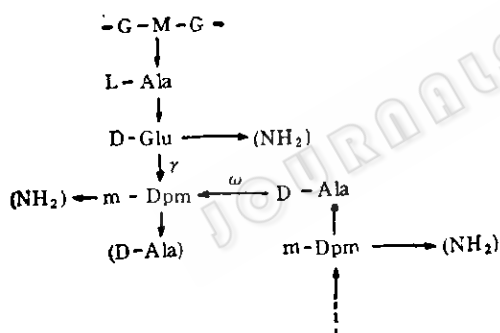


图 1 直接交联型肽聚糖的结构

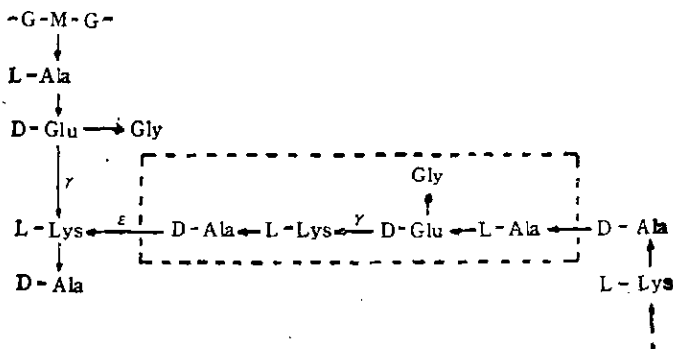


图 2 A1 亚群肽聚糖的结构

Al $\gamma$  型 m-Dpm

A2 亚群的变化: 一条肽亚单位的 3 位与

\* 国家自然科学基金资助项目。

另一肽亚单位的 4 位氨基酸之间是通过由数个氨基酸组成的短肽(间肽桥)互相交联的,如图 2<sup>[6]</sup>。

A3 亚群的变化: 一条肽亚单位的 3 位与

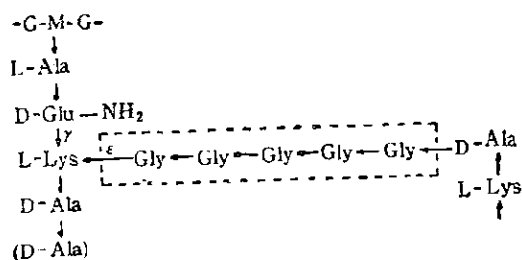


图 3 A3 亚群肽聚糖的结构

另一肽亚单位的 4 位氨基酸之间是通过由单胺基 L-氨基酸或甘氨酸,或二者共同组成的间肽桥交联的(如图 3)<sup>[9]</sup>。

根据肽亚单位的 3 位氨基酸种类的不同, A3 亚群又分为 A3 $\alpha$ 、A3 $\beta$ 、A3 $\gamma$  3 种变异型(见表 1—表 3)。

表 1 表明 A3 $\alpha$  型肽聚糖的间肽桥是由单一氨基酸残基或同型寡肽组成的。间肽桥链的大小在 1—6 个氨基酸之间变化。同型寡肽是由 Gly 或 L-Ala 残基组成,在某些种中由 L-Ser 代替 Gly 或 Ala。

表 2 表明的是由异型寡肽组成的间肽桥。

表 1 A3 $\alpha$  型肽聚糖之一<sup>[9-12]</sup>

4 位	间 肽 桥	3 位	菌 名
D-Ala $\rightarrow$	$\rightarrow$ Gly $\rightarrow$	$\xrightarrow{8}$ L-Lys	<i>Bifidobacterium</i>
	$\rightarrow$ Gly $_3\rightarrow$		<i>Staphylococcus aureus</i>
	$\rightarrow$ Gly(L-Ser) $\rightarrow$		<i>Micrococcus mucilaginosus</i>
	$\rightarrow$ L-Ala(L-Ser) $\rightarrow$		<i>M. mucilaginosus</i>
	$\rightarrow$ L-Ala $\rightarrow$		<i>Arthrobacter crysallopoietes</i>
	$\rightarrow$ L-Ala $_2\rightarrow$		<i>Lactobacillus coprophilus</i>
	$\rightarrow$ L-Ala $_3\rightarrow$		<i>Micrococcus roseus</i>
	$\rightarrow$ L-Ala $_4\rightarrow$		<i>A. ramosus</i>
	$\rightarrow$ L-Ala $_6\rightarrow$		<i>Micrococcus</i> sp. 7425

表 2 A3 $\alpha$  型肽聚糖之二<sup>[11-16]</sup>

4 位	间 肽 桥	3 位	菌 名
D-Ala $\rightarrow$	$\rightarrow$ Gly $\rightarrow$ L-Ala $\rightarrow$	$\xrightarrow{8}$ L-Lys	<i>Peptostreptococcus</i> sp.
	$\rightarrow$ Gly $_{1-3}$ L-Ala $\rightarrow$		<i>Staphylococcus epidermidis</i>
	$\rightarrow$ Gly $_{1-4}$ $\rightarrow$ L-Ser $_{1-2}$ $\rightarrow$ Gly $\rightarrow$		<i>S. epidermidis</i>
	$\rightarrow$ L-Ala $\rightarrow$ Gly $_{1-4}$ $\rightarrow$		<i>S. roseus</i>
	$\rightarrow$ L-Ala $\rightarrow$ Gly $\rightarrow$ L-Ala $\rightarrow$		<i>Streptococcus</i> sp.
	$\rightarrow$ L-Ala(Ser) $\rightarrow$ L-Ala $_2\rightarrow$		<i>Streptococcus</i> Group G
	$\rightarrow$ L-Ala(L-Ser) $\rightarrow$ L-Ala $\rightarrow$		<i>S. agalactiae</i>
	$\rightarrow$ L-Ser $\rightarrow$ L-Ala $\rightarrow$		<i>Lactobacillus viridescens</i>
	$\rightarrow$ L-Ser $\rightarrow$ L-Ala(L-Ser) $\rightarrow$		<i>Lemnonostoc gracile</i>
	$\rightarrow$ L-Ala $_2\rightarrow$ L-Ser $\rightarrow$		<i>L. cremoris</i>
	$\rightarrow$ Gly $\rightarrow$ L-Thr $\rightarrow$		<i>Streptococcus salivarius</i>
	$\rightarrow$ L-Ser(L-Ala) $\rightarrow$ L-Thr $\rightarrow$		<i>S. bovis</i> ; <i>S. equinus</i>
	$\rightarrow$ L-Ala $\rightarrow$ L-Thr $\rightarrow$		<i>Streptococcus</i> sp.
	$\rightarrow$ L-Ala $_2\rightarrow$ L-Thr $\rightarrow$		<i>Arthrobacter citreus</i>
	$\rightarrow$ L-Ala $_3\rightarrow$ L-Thr $\rightarrow$		<i>Micrococcus roseus</i> R27
	$\rightarrow$ L-Ala $_2\rightarrow$ L-Ser $\rightarrow$ L-Thr $\rightarrow$		<i>Mycococcus ruber</i>
	$\rightarrow$ L-Ala $\rightarrow$ L-Thr $\rightarrow$ L-Ala $\rightarrow$ A.		<i>A. aureus</i>
	$\rightarrow$ L-Ala $\rightarrow$ L-Thr $\rightarrow$ L-Ser $\rightarrow$		<i>A. polychromogenes</i>

表 3 A3β 和 A3γ 型肽聚糖<sup>[17-18]</sup>

变异型	4 位	间肽桥	3 位	种 名
A3β	D-Ala	→Gly <sub>2-3</sub> → →L-Ala <sub>3</sub> → →L-Ala→L-Thr→L-Ala→ →L-Ser→Gly→	σ →L-Orn	<i>Micrococcus radiodurans</i> <i>B. globosum</i> <i>B. longum</i> <i>Propionibacterium petersonii</i>
A3γ	L-Ala	→Gly <sub>3</sub> →	ω →LL-Dpm	<i>S. roseochromogenes</i> <i>Arthrobacterium tumescens</i>

表 4 A4α 型肽聚糖<sup>[16,19,20]</sup>

4 位	间肽桥	3 位	种 名
D-Ala→	→D-Asp→ ↓ NH <sub>2</sub> →D-Asp→L-Ala→ →Asp→L-Ser→ →D-Glu→ →L-Glu→L-Gly→ →L-Glu→L-Ala→ →D-Glu→L-Ser→ →D-Glu→L-Ser <sub>2</sub> →	8 →L-Lys	<i>Streptococcus lactis</i> <i>Streptococcus faecium</i> <i>Bacillus pasteurii</i> <i>C. manihot</i> <i>Sporosarcina ureae</i> <i>Micrococcus luteus</i> ATCC398 <i>M. freudenreichii</i> ATCC 407 <i>M. cyaneus</i> CCM 856 <i>M. nishinomiyensis</i> CCM 2140

表 5 A4β 型和 A4γ 型肽聚糖<sup>[21-23]</sup>

变异型	4 位	间肽桥	3 位	种 名
A4β	D-Ala→	→D-Asp→ ↓ NH <sub>2</sub> β →D-Asp→D-Ser→ β →D-Asp→ →D-Glu→ →D-Glu→ ↓ NH <sub>2</sub> β →Asp→	δ →L-Orn	<i>Lactobacillus cellobiosus</i>  <i>Bifidobacterium bifidum</i> <i>Cellulomonas flauigena</i> <i>C. fimi</i> <i>C. biazotea</i>
A4γ	D-Ala→	→D-Glu→ γ →D-Glu→D-Glu→ γ	→m-Dpm	<i>Arthrobacter duodecadiis</i> <i>Micrococcus conglomeratus</i>

此肽的大小为 2—7 个氨基酸。极为有趣的是，有些间肽桥具有相同的氨基酸却顺序不同。

A4 亚群的变化：两个肽亚单位之间的间肽桥含二羧基氨基酸，如图 4<sup>[19,23]</sup>。根据它们的肽亚单位的 3 位氨基酸的种类，A4 亚群又分为 A4α、A4β、A4γ 3 种变异型(如表 4、表 5)。

B 群：B 群肽聚糖比 A 群少见，只在某些棒状细菌特别是植物病原性棒状杆菌中发现。

它区别于 A 群的地方是它的间肽桥在两条肽亚单位的 2 位和 4 位之间交联。一条肽亚单位的 D-Glu 的 α-羧基与另一肽亚单位的 D-Ala 的羧基相连。不仅如此，B 群肽聚糖的肽亚单位的组成变化也很大：1. 与胞壁酸的羧基键合的肽亚单位的 N-端氨基酸不是 A 群中的 L-Ala，而是 Gly，或者是 L-Ser；2. 有时 2 位的 D-Glu 被羟化的、对映 3-羟基谷氨酸 (threo-3-hydr-

表 6 B1 亚群肽聚糖的变异型<sup>[24-26]</sup>

变异型	3 位	2 位	间 肽 桥	4 位	种 名
B1 $\alpha$	L-Lys	$\gamma$ -D-Glu (Hyg)	$\overrightarrow{\text{Glu}} \xrightarrow{\alpha} \text{L-Lys} \xleftarrow{\delta}$	D-Ala	<i>Microbacterium lactum</i>
B1 $\beta$	L-Hsr	$\gamma$ -Glu (Hyg)	$\rightarrow \text{Gly}_2 \xrightarrow{\alpha} \text{L-Lys} \xleftarrow{\delta}$	D-Ala	<i>Brivebacterium imperial</i>
B1 $\gamma$	L-Glu	$\gamma$ -D-Glu (Hyg)	$\rightarrow \text{Gly}_2 \xrightarrow{\alpha} \text{L-Lys} \xleftarrow{\delta}$	D-Ala	<i>Arthrobacter</i> J39
B1 $\gamma$	L-Ala	$\gamma$ -D-Glu	$\rightarrow \text{Gly} \xrightarrow{\alpha} \text{L-Lys} \xleftarrow{\delta}$	D-Ala	<i>Erysipelothrix rhusiopathiae</i>

表 7 B2 亚群肽聚糖的变异型<sup>[27-29]</sup>

变异型	3 位	2 位	间 肽 桥	4 位	种 名
B2 $\alpha$	L-Orn	-D-Glu	-D-Lys- (D-Orn)	D-Ala	<i>Butyrbacterium rettgenii</i>
B2 $\beta$	L-Hsr	-D-Glu	-D-Orn-	D-Ala	<i>Corynebacterium poinsettiae</i>
	L-Hsr	-D-Glu (Hyg)	-Gly-D-Orn	D-Ala	<i>Microbacterium liquifaciens</i>
B2 $\gamma$	L-Dab	-D-Glu	-D-Dab	D-Ala	<i>C. insidiosum</i>
					<i>C. michiganensis</i>

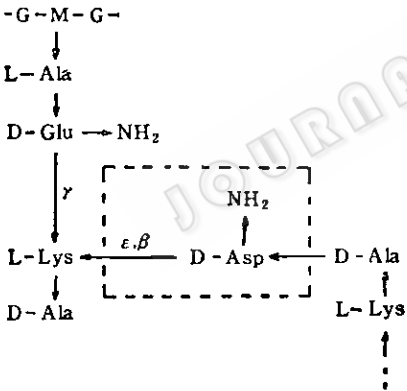


图 4 A4 亚群肽聚糖的结构

oxylglutamic acid) 代替; 3. 如果肽亚单位的 3 位有二氨基酸的话, 它并不参与交联, 暴露一个  $\omega$ -氨基或者  $\omega$ -氨基被酰化。多数情况下, 肽亚单位中的二氨基酸被单氨基酸如 L-Hsr、L-Ala 或 L-Glu 代替。

根据肽亚单位和间肽桥的不同, B 群分为 B1 和 B2 两个亚群。B1 亚群又分为 B1 $\alpha$ 、B1 $\beta$ 、B1 $\gamma$ 、和 B1 $\delta$  4 种变异型(如图 5<sup>[6]</sup>、表 6)。

B2 亚群又可分为 B2 $\alpha$ 、B2 $\beta$ 、B2 $\gamma$  3 个变

异型(如图 6<sup>[6]</sup>、表 7)。

(三) 肽聚糖的新分类系统摘要

A 群: 两条肽亚单位的 3 位和 4 位之间交联。

A1 亚群: 两条肽亚单位之间直接相连。

A1 $\alpha$  变异型: 肽亚单位的 3 位为 L-Lys。

A1 $\beta$  变异型: 肽亚单位的 3 位为 L-Orn。

A1 $\gamma$  变异型: 肽亚单位的 3 位为 m-Dpm。

A2 亚群: 两条肽亚单位之间通过多聚肽亚单位交联。

A3 亚群: 两条肽亚单位之间通过单羧基氨基酸或 Gly, 或二者共同组成的间肽桥交联。

A3 $\alpha$  变异型: 肽亚单位的 3 位为 L-Lys。

A3 $\beta$  变异型: 肽亚单位的 3 位为 L-Orn。

A4 亚群: 肽亚单位之间通过含一个二

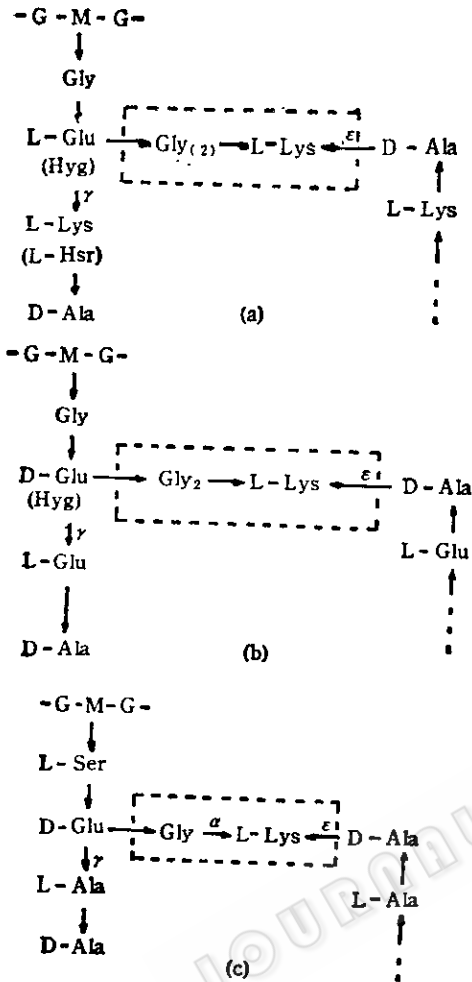


图 5 B1 亚群肽聚糖的结构

羧基氨基酸的间肽桥交联。

A4 $\alpha$  变异型: 肽亚单位的 3 位为 L-Lys。

A4 $\beta$  变异型: 肽亚单位的 3 位为 L-Orn。

A4 $\gamma$  变异型: 肽亚单位的 3 位为 m-Dpm。

B 群: 在肽亚单位的 2 位和 4 位氨基酸之间交联。

B1 亚群: 间肽桥含有一个 L-型二氨基酸。

B1 $\alpha$  变异型: 肽亚单位的 3 位为 L-Lys。

B1 $\beta$  变异型: 肽亚单位的 3 位为 L-

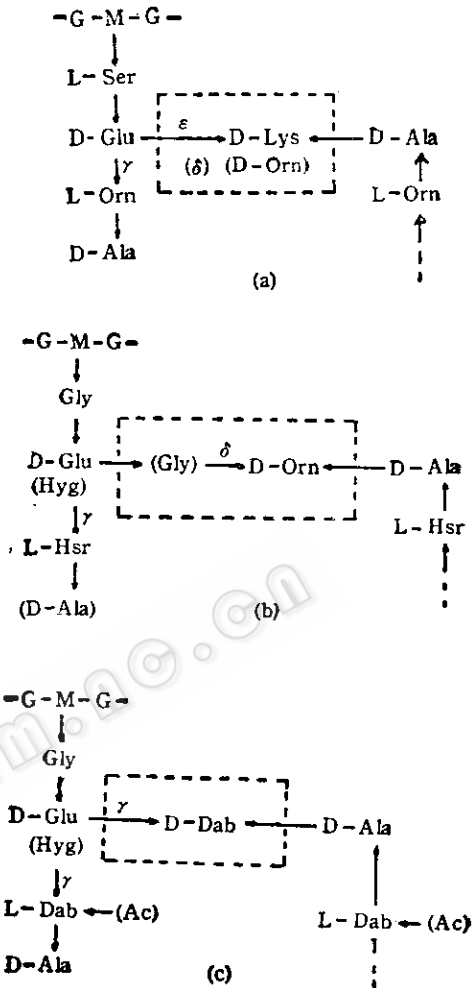


图 6 B2 亚群肽聚糖的结构

Hsr。

B1 $\gamma$  变异型: 肽亚单位的 3 位为 L-Glu。

B1 $\delta$  变异型: 肽亚单位的 3 位为 L-Ala。

B2 亚群: 间肽桥含有一个 D-型二氨基酸。

B2 $\alpha$  变异型: 肽亚单位的 3 位为 L-Orn。

B2 $\beta$  变异型: 肽亚单位的 3 位为 L-Hsr。

B2 $\gamma$  变异型: 肽亚单位的 3 位为 L-Dab。

通过对肽聚糖的氨基酸进行分析比较, 对

肽聚糖的肽部分的化学构建得出如下规律:

1. 在不同的肽聚糖中出现的氨基酸数是有限的。在特定的肽聚糖中可以发现 3 个和 6 个化学结构不同的氨基酸。在肽聚糖中从未发现过分枝的氨基酸(如 Val、Leu 等)、芳香族氨基酸(Phe、Trp、Tyr)、含硫氨基酸(如 Cys、Met)、His、Arg、和 Pro。

2. 4 肽亚单位的 4 个氨基酸 L-和 D-型交替出现。m-Dpm 也起到重要作用;因为它与肽亚单位中的 L-不对称中心相连。D,D-Dpm 可以通过肽基转移作用代替肽亚单位的 C-端 D-Ala。唯一的一个例外是 1 位上的 L-Ala 被 Gly 代替,但后面的氨基酸不具有不对称碳原子。肽聚糖前体的五肽亚单位在第 4 和第 5 位含有 D-D 顺序(D-Ala-D-Ala)。

3. 在肽亚单位的 2 位上的 D-Glu 和 4 位、5 位上的 D-Ala 通常不会被其它氨基酸代替。但是有 2 位 D-Glu 羟化为苏-3-羟基谷氨酸的例子;在少数棒状杆菌中发现这种情况。肽亚单位的 1 位和 3 位可以被不同的氨基酸占据,形成多种多样的肽聚糖。在 1 位和 3 位中, L-Ala、L-Ser 或 Gly 可以是互代物;在这两个位置上发现了 9 种不同的氨基酸。

4. 在肽亚单位中发现的氨基酸绝大多数都可用于间肽桥的构建。间肽桥中的单羧基、单氨基氨基酸通常以 L-型的异构体出现。有一个例外,在 *Bifidobacterium bifidum* 的肽聚糖中发现有 D-Serine。另外,二羧基氨基酸和二氨基氨基酸可以以两种构型在间肽桥中出现。

5. 间肽桥中含有的二氨基氨基酸,揭示了键合的方式与这些氨基酸构型之间有趣的关系。L-型氨基酸总是通过它们的  $\omega$ -氨基与 D-Ala 键合,或者通过它们的  $\alpha$ -氨基与 D-Glu 或 Gly 键合,但 D-型二氨基酸是通过其它方式键合的。

在本文结束之前需要说明的是:本文介绍的 Schleifer 和 Kandler 提出的肽聚糖的分类

系统是完全可以肽亚单位和间肽桥的结构变化为依据的。但这并不意味着肽聚糖的分类与聚糖链无关,恰恰相反,包括提出这一分类系统的 Schleifer 和 Kandler 都注意到不同细菌的肽聚糖中聚糖链的变化<sup>[30-32]</sup>,又因资料有限,尚不能将聚糖链的变化柔合到这一分类系统罢了。

## 参 考 文 献

1. 凌代文:微生物学通报,7(1): 35—47,1980。
2. 杨秀山:微生物学通报,9(2): 93—97,1982。
3. 张伟心等:微生物学通报,12(1): 44—46,1985。
4. 徐文玉:微生物学通报,12(5): 234—238,1985。
5. Hawker L E et al.: MICRO-ORGANISMS function, form and environment, p. 113—116, Edward Arnold, London, 1979。
6. Schleifer K H et al.: *Bact. Rev.*, 36: 407—477, 1972。
7. Nakel M et al.: *Biochem.*, 10: 2170—2175, 1971。
8. Van Heijenoort J et al.: *ibid.*, 8: 207—211, 1969。
9. Kandler O et al.: *Arch. Microbiol.*, 61: 181—186, 1968。
10. Ghuyens J M et al.: *Biochem.*, 4: 2244—2254, 1965。
11. Krulwich T A et al.: *J. Bact.*, 94: 734—740, 1967。
12. Petit J F et al.: *Biochem.*, 5: 2764—2776, 1966。
13. Schleifer K H et al.: *Arch. Microbiol.*, 61: 292—301, 1967。
14. Schleifer K H et al.: *ibid.*, 68: 387—404, 1969。
15. Kandler O: *Int. J. Syst. Bact.*, 20: 491—507, 1970。
16. Schleifer K H et al.: *Arch. Microbiol.*, 57: 365—381, 1967。
17. Ghuyens J M: *Bact. Rev.*, 32: 425—364, 1968。
18. Koch D et al.: *Arch. Microbiol.*, 74: 315—325, 1970。
19. Niebler E et al.: *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 34: 560—568, 1969。
20. Schleifer K H et al.: *J. Bact.*, 103: 387—392, 1970。
21. Plapp R et al.: *Nature (London)*, 213: 803—804, 1967。
22. Veerkamp J H: *Arch. Biochem. Biophys.*, 143: 204—211, 1971。
23. Bogdanovsky D E et al.: *Eur. J. Biochem.*, 22: 173—178, 1971。
24. Schleifer K H et al.: *Biochem. Biophys. acta*, 154: 573—582。
25. Schleifer K H: *Arch. Microbiol.*, 71: 271—282, 1973。
26. Cziharz B et al.: *Biochem.*, 10: 3574—3578, 1971。
27. Perkins H R: *Biochem. J.*, 102: 29—32, 1967。
28. Schleifer K H: *Arch. Microbiol.*, 71: 271—282, 1970。
29. Perkins H R: *Biochem. J.*, 121: 417—423, 1971。
30. Schleifer K H et al.: *Arch. Microbiol.*, 98: 251—271, 1974。
31. Button D et al.: *Biochem. J.*, 99: 11—14, 1966。
32. Schleifer K H et al.: *J. Appl. Bact.*, 69: 24, 1990。