

高温菌的细胞壁和细胞被膜*

和致中 彭 谦 张无敌

(云南大学微生物研究所 昆明 650091)

关键词: 高温菌, 细胞壁, 细胞被膜, 分类

中图分类号: Q939 文献标识码: A 文章编号: 0253-2654(1999)-05-0363-05

众所周知,细胞壁是生物从非细胞进化到细胞形态之后最早的生化进化指标之一,也是生命三域(Three Domains)相互区分的重要特征之一。那么高温菌(Thermophiles)的细胞壁和细胞被膜有什么特征呢?本文对此试作评述。

1 细菌界高温菌的细胞壁^[1~8]

1.1 革兰氏阳性高温菌的细胞壁 现在资料表明,绝大多数革兰氏阳性高温菌的细胞壁是由 N-乙酰氨基葡萄糖和 N-乙酰胞壁酸通过 [β , -1, 4] 糖苷链联接成的聚糖链、L-丙氨酸-D-谷氨酸-DAP-L 丙氨酸-(D-丙氨酸)组成的肽链和间肽桥(不同长度、不同种类氨基酸组成的短肽链)构成的三维网状结构。如 *Bacillus stearothermophilus*, *B. methanolicus*, *B. pumilus*, *Alicyclo-*

bacillus acidocardarius, *Ab. acidotherrestis*, *Ab. cyclothermophilus*, *Saccharococcus thermophilus* 等等。其中 *B. pumilus* 和 *S. thermophilus* 的细胞壁属于与二氨基酸(DAP)直接交联的 A1r 型肽聚糖。

1.2 革兰氏阴性高温菌的细胞壁和细胞被膜 典型的革兰氏阴性菌细胞被膜 所谓典型的革兰氏阴性细胞被膜,是指由质膜-肽聚糖层(很薄)-细胞外膜(蛋白、脂蛋白、脂多糖)构成的细胞被膜。属于这种类型细胞

* 国家自然科学基金资助项目(No.39460004)

Project Granted by Chinese National Natural Science Fund(No. 39460004)

收稿日期: 1998-09-29, 修回日期: 1999-01-11

的高温菌有: *Thermoleophilum album*, *Tl. minutum*, *Rhodothermus marinus*, *Scotothermus ducta*, *Desulfurcella acetivorans*, *Ds. multipotens*, *Desulfotomaculum geothermicum*, *Ds. thermoacetoxidans* 以及可以在 5%NaCl、95℃ 高温下自养性生长的嗜高温产水细杆菌 (*Aquifex pyrophilus*) 等。嗜高温产水细杆菌具有复杂的被膜, 由质膜 (4nm)、肽聚糖 (20nm)、外膜 (4nm) 和表面蛋白 (4nm) 构成: 表面蛋白为六角形晶格, 中心—中心空间为 18nm。非典型 (或特殊的) 肽聚糖型细胞壁“非典型”在此指两种情况: (1) 细胞壁分层与其它革兰氏阴性菌相似, 对青霉素敏感, 但细胞壁不含二氨基酸 (DAP、Lys 或 Orn 等), 最外层由具有 75000 分子量的蛋白质亚单位组成; 此蛋白质亚单位富含 Pro、Glu、Gly 和 Ala, 如 *Thermomicrobium roseum* 的细胞壁属此类型; (2) 革兰氏阴性, 有胞壁酸, 也有 L-型和 D-型氨基酸, 却具有类似鞘的外层结构包围着; 类似鞘的外层结构由六角形排列的外膜蛋白组成, 其功能尚不清楚, 据称可能具有孔蛋白 (Porin) 功能。在系统进化中处于细菌域分枝最深处的、也是生长温度最高的高温神袍菌目的海洋高温神袍菌 (*Thermotoga maritima*)、那不勒斯高温神袍菌 (*Tl. neapolitana*)、冰岛高温小杆菌 (*Fervidobacterium islandicum*)、结节高温小杆菌 (*Fb. nodosum*)、非洲套管菌 (*Thermosiphon africanus*)、石油地生神袍菌 (*Geotoga petraea*)、中温石油神袍菌 (*Petrotoga mitherma*) 等的细胞包被均属此类型。

2 广古生物界 (Euryarchaeota) 高温菌的细胞壁和细胞被膜^[2, 7, 9-12]

广古生物界包括极端嗜盐菌、产甲烷菌和热质体。至今极端嗜盐菌这个分枝只发现一种高温菌 ($t_{max} =$

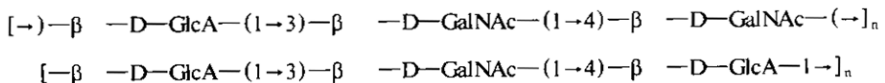
50℃), 而产甲烷菌中却发现多种 (属) 高温菌。

2.1 极端嗜盐菌的细胞壁 极端嗜盐菌的细胞壁不是由胞壁酸构成, 而是由高度硫酸化的杂多糖形成; 它的特征在于 N-乙酰氨基古洛糖醛酸的存在和氨基葡萄糖残基被 N-氨基乙酰 (甘氨酸基) 取代。有的分离物具有很特别的细胞壁多聚体, 其水解物中含有谷氨酸、醋酸和氨基葡萄糖。有的由糖蛋白 S 层构成。

2.2 产甲烷高温菌的细胞壁和胞壁外膜:

(1) 革兰氏阳性产甲烷高温菌的细胞壁和胞壁外膜: 革兰氏阳性产甲烷高温菌的细胞壁分伪肽聚糖 (pseudopeptidoglycan) 组成和甲烷菌软骨素 (Methanochondroitin) 组成两种类型。属于伪肽聚糖型细胞壁高温菌有: 热自养甲烷杆菌、*Methanothermobacter fervidus*, *Mt. sociabilis*, *Methanopyrus kandleri* 等种 (属)。其中 *Methanopyrus* 和 *Methanothermobacter* 两个属的超高温种 ($t_{max} = 110^\circ\text{C}$) 的伪肽聚糖层外还有一由糖蛋白亚单位构成的表面 (S) 层。此 S 层可用 SDS 或链霉菌蛋白酶消除。*Methanothermobacter fervidus* 的 S 层糖蛋白由 593 个氨基酸组成。和常温菌相比, 这种超高温菌糖蛋白含有很高数量的异亮氨酸、天门冬氨酸和半胱氨酸, 而且有 14% 以上的折叠结构, 在它的细胞两端的伪肽聚糖层内还发现数条通向细胞外的通道 (channels), 其功能尚不清楚。

属甲烷菌软骨素型细胞壁的高温菌只有嗜热甲烷八叠球菌 (*Methanosarcina thermophila*)。因为与动物结缔组织的硫酸软骨素 (chondroitin sulfate) 的结构相似, 因此将嗜热甲烷八叠球菌维持形状的细胞壁多聚体取名为甲烷菌软骨素 (Methanochondroitin)。二者的重复单位三聚体的结构如图 1。



(4或6个硫酸)

图 1 甲烷菌软骨素 (上) 和硫酸软骨素 (下) 结构的比较

GlcA=氨基葡萄糖, GalNAc=N-乙酰氨基半乳糖

(2) 肽聚糖和伪肽聚糖的区别: 由于热自养甲烷杆菌等产甲烷菌的细胞壁由具有与细菌肽聚糖结构类似的多聚体构成; 有聚糖链、有短肽链、也有间肽桥, 具有典型的肽聚糖三维网状结构, 因此也将这种多聚体

看作“肽聚糖”。但是因为产甲烷菌的这种“肽聚糖”与真细菌的肽聚糖具有以下重要区别, 因而将产甲烷菌的“肽聚糖”称为“伪肽聚糖”: (a) 真细菌的肽聚糖聚糖链是由 N-乙酰氨基葡萄糖和 N-乙酰胞壁酸通过 [β,

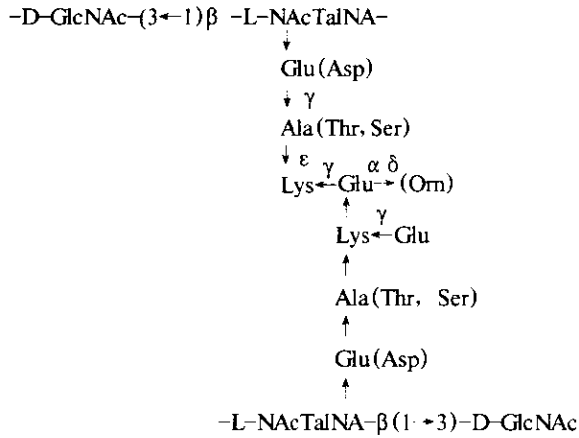


图2 伪肽聚糖的结构和修饰物

GlcNac=N-乙酰氨基葡萄糖, NAcTalNA=N-乙酰-L-氨基塔洛糖醛酸

表1 革兰氏阴性产甲烷高温菌的细胞被膜类型*

种 名	类型及分子量	种 名	类型及分子量
<i>Methanothermus fervidus</i>	G P S, 92000	<i>Methanococcus voltae</i>	P S, 76000
<i>Methanothermus sociabilis</i>	G P S, 89000	<i>Methanoculleus thermophilicus</i>	G P S 130000
<i>Methanococcus jannaschii</i>	P S, 90000	<i>Methanosaeta concilii</i>	S, Man, Glc, Rha, Rib
<i>Methanococcus thermolithotropicus</i>	P S, 83000	<i>Methanotherx soehngenii</i>	S,Rha
<i>Methanococcus vannieli</i>	P S, 60000		

*GPS=糖蛋白表面层(S-层), PS=蛋白表面层 S=外鞘, Man、Glc、Rha和Rib分别代表甘露糖、葡萄糖、鼠李糖和核糖

(a)

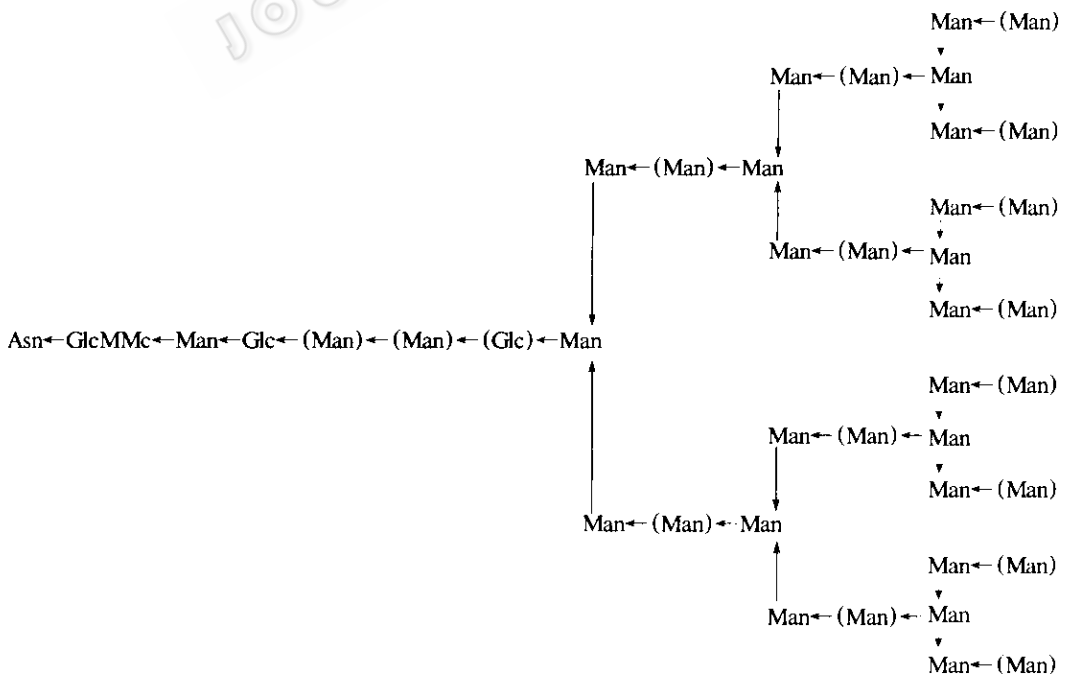


表2 高温菌细胞壁和细胞被膜分类简表

类 型	代 表	界级分类地位
肽聚糖型		细菌界
革兰氏阳性	<i>Bacillus stearothermophilus</i>	
革兰氏阴性	<i>Scotothermus ducta</i>	
特殊不含二氨基酸	<i>Thermomicrobium roseum</i>	
特殊类外鞘结构	<i>Thermotogales</i>	
伪肽聚糖型	<i>Methanobacterium</i>	广古生物界
伪肽聚糖+GPS型	<i>Methanothermus fervidus</i>	
甲烷菌软骨素型	<i>Methanosarcina thermophila</i>	
外鞘型	<i>Methanotherx soehngenii</i>	
蛋白表面型(PS)型	<i>Methanococcus jannaschii</i>	
腊梅糖型(无细胞壁)	<i>Thermoplasma acidophilum</i>	
糖蛋白表面(GPS)型	<i>Thermoproteus, Sulfolobus</i>	泉古生物界

能保持自己的独立和稳定的自动体系和开放体系,才具有巨大的进化潜力。因此具有遗传稳定性的质膜—细胞被膜类型自然打上系统进化发育的烙印,成为系统进化的标志之一。比如,肽聚糖属细菌界(域)所特有,伪肽聚糖属广古生物中的产甲烷菌特有,GPS型细胞被膜属超高温泉古生物所特有,而外被多糖(腊梅糖)型质膜属热质体所特有。据现有资料人们估计,最原始、最古老的细胞生物是没有细胞壁的。据此笔者推测人类还会发现生长温度更高、类似热质体一类的无细胞壁生物。

至于各种类型的细胞被膜如何进化形成,为什么某类型细胞被膜只限于某特定生物类群,这是结构与功能的进化问题了,作者对此不妄加评说,在此,作者只强调被膜类型也是生物—高温菌系统发育进化的一种标记。

4.4 细胞被膜与生长条件的关系 生物(尤其是单细胞生物)的细胞被膜与细胞内外的物质交换、外来刺激的感受和应答反应等等,密切相关。不言而喻,高温菌的细胞被膜与生长温度等生活条件有密切的关系。比如,具有典型的革兰氏阳性或阴性肽聚糖型细胞壁的高温菌,没有一个种的生长温度超过 80℃ 的;能在 90℃ 生长的高温神袍菌(*Thermotoga*),除有肽聚糖外还有由六角形排列的外膜蛋白组成的类似鞘的外层结构;能在 110℃ 生长的 *Methanothermus fervidus*, *Methanopyrus kandleri* 的细胞被膜,在伪肽聚糖层外还有一层糖蛋白表面层;能在 100℃ 以上温度

下生长的高温菌,它们的细胞被膜无一不是由蛋白表面层(PS)或糖蛋白表面层(GPS)组成,而且某些高温菌的 GPS 对于很苛刻的胞外条件具有令人惊叹的抵抗力。比如 *Thermoproteus* 的 GPS,在碱性 pH、2% SDS、煮沸条件下都不被破坏,一直保持细胞的原始形态。这一切说明,高温菌(生物)的生长温度范围与细胞被膜类型有明显的相关性。如果生物化学家、生物物理学家和分子生物学家对这种相关性感兴趣并加以研究的话,一定会为解开高温菌耐热性之谜作出新的贡献。

参 考 文 献

- [1] Kandler O. Syst Appl Microbiol, 1994, 16:501~509.
- [2] Dristjansson J K, Stetter K O. Thermophilic Bacteria, 1992 63~76, 77~194. Boca Raton, CRC Press.
- [3] Davey M E, Wood W A, Key R et al. Syst Appl Microbiol, 1993, 16:191~200.
- [4] Huber R, Wilharm T, Huber D et al. Syst Appl Microbiol, 1992, 15:340~351.
- [5] Miroshnichenko M L, Gongadze G A, Lysenko AM et al. Arch Microbiol, 1994, 161:88~93.
- [6] Henry E A, Devereux R, Maki J S et al. Arch Microbiol, 1994, 161:62~69.
- [7] Konig H, Hartmann E, Karcher U. Syst Appl Microbiol, 1994, 16:510~517.
- [8] Davey M E, Wood W A, Key R et al. Syst Appl Microbiol, 1993, 16:191~200.

- [9] Kurt M, Huber R, König H *et al.* Arch Microbiol, 1991, 156:239~247.
- [10] Patel G B, Sprent G D. Int J Syst Bact., 1990, 40(1):79~82.
- [11] Kamagata Y, Kawasaki H. Int J Syst Bact., 1992, 42(3):463~368.
- [12] Burgggraf S, Fricke H, Neuerer A *et al.* Syst Appl Microbiol, 1990, 13:263~269.
- [13] Fiala G, Stetter K O, Jannasch H W. Syst Appl Microbiol, 1986, 8:106~113.
- [14] Zillig W, Holz I, Klenk H P *et al.* Syst Appl Microbiol, 1987, 9:62~70.
- [15] Miroshnichenko M L, Bonch-Osmolevskaya E A. Syst Appl Microbiol, 1989, 12:257~262.