



植物生理与农业生产应用

◎贺立静 周述波 编著



湖南师范大学出版社



植物生理与农业生产应用

◎贺立静 周述波 编著

湖南师范大学出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

植物生理与农业生产应用 / 贺立静, 周述波编著. —长沙: 湖南师范大学出版社, 2012. 4

ISBN 978 - 7 - 5648 - 0696 - 5

I. ①植… II. ①贺…②周… III. ①植物生理学—研究②农业技术—研究
IV. ①Q945②S

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2012) 第 061639 号

植物生理与农业生产应用

贺立静 周述波 编著

◇责任编辑: 付秀芹 柳 丰

◇责任校对: 黄 晴

◇出版发行: 湖南师范大学出版社

地址/长沙市岳麓山 邮编/410081

电话/0731. 88853867 88872751 传真/0731. 88872636

网址/http: //press. hunnu. edu. cn

◇经销: 湖南省新华书店

◇印刷: 长沙利君漾印刷厂

◇开本: 787 mm × 1092 mm 1/16

◇印张: 14. 25

◇字数: 312 千字

◇版次: 2012 年 5 月第 1 版第 1 次印刷

◇书号: ISBN 978 - 7 - 5648 - 0696 - 5

◇定价: 20. 00 元

目 录

绪 论	(1)
一、植物生理学的定义及其与农业生产的关系	(1)
二、植物生理学的发展历程	(1)
三、植物生理学在农业生产上的应用	(3)
第一章 植物的呼吸作用及其在农业生产上的应用	(5)
第一节 呼吸作用的生理意义	(5)
一、呼吸作用的概念	(5)
二、呼吸作用的生理意义	(6)
第二节 植物的呼吸代谢途径	(6)
一、糖酵解途径	(6)
二、发酵作用	(8)
三、三羧酸循环途径	(9)
四、磷酸戊糖途径	(10)
第三节 电子传递和氧化磷酸化	(11)
一、呼吸链	(11)
二、氧化磷酸化	(12)
三、末端氧化酶系统	(12)
四、线粒体外的末端氧化酶	(13)
第四节 影响呼吸作用的因素	(13)
一、呼吸作用的生理指标	(13)
二、影响呼吸速率的内外因素	(14)
第五节 呼吸作用与农业生产应用	(17)
一、呼吸作用与作物栽培	(17)
二、呼吸作用与粮食贮藏	(17)
三、呼吸作用与种子萌发	(18)
四、呼吸作用与果蔬贮藏	(18)
第二章 植物的光合作用及其在农业生产上的应用	(20)
第一节 光合作用的意义	(20)
第二节 叶绿体及叶绿体色素	(21)
一、叶绿体的形态与结构	(21)

二、叶绿体色素	(22)
第三节 光合作用的机制	(26)
一、原初反应	(27)
二、电子传递与光合磷酸化	(28)
三、碳的同化	(31)
第四节 光呼吸	(36)
一、光呼吸的生化途径(乙醇酸氧化途径)	(36)
二、 C_3 和 C_4 植物的光合特征	(38)
第五节 影响光合作用的因素	(40)
一、影响光合作用的外界条件	(40)
二、内部因素对光合速率的影响	(45)
第六节 植物光能的利用与农业生产应用	(46)
一、作物光能利用率	(46)
二、农业生产上提高光能利用率的途径	(46)
第三章 植物体内同化物运输、分配及其在农业生产上的应用	(49)
第一节 植物体内同化物运输的途径、方向与形式	(49)
一、同化物运输的途径	(49)
二、同化物运输的形式	(50)
三、同化物运输的方向与速度	(51)
第二节 植物体内同化物运输机理	(52)
一、韧皮部装载	(52)
二、韧皮部卸出	(53)
三、韧皮部运输机理	(53)
第三节 同化物分配规律与农业生产应用	(54)
一、源与库的相互关系	(55)
二、同化物分配规律及其在农业生产上的应用	(55)
三、同化物的分配与产量形成的关系	(56)
四、影响同化物运输的环境因素	(56)
第四章 植物的水分代谢及其在农业生产上的应用	(58)
第一节 水在植物生活中的作用	(58)
一、植物体内的含水量	(58)
二、植物体内水分存在的状态	(58)
三、水分在植物体内的生理作用	(58)
第二节 植物对水分的吸收	(59)
一、植物细胞对水分的吸收	(59)
二、植物根系对水分的吸收	(63)
第三节 植物的蒸腾作用	(66)
一、蒸腾作用的生理意义和方式	(66)

二、蒸腾作用的生理指标及影响蒸腾作用的因素	(70)
第四节 植物体内水分的运输	(70)
一、水分运输的途径和速度	(71)
二、水分沿导管上升的机制	(72)
第五节 水分代谢与农业生产应用	(72)
一、作物的需水规律	(73)
二、合理灌溉的指标及方法	(73)
第五章 植物的矿质营养及其在农业生产上的应用	(75)
第一节 植物必需的矿质元素	(75)
一、植物体内的元素	(75)
二、植物必需的矿质元素和确定方法	(76)
三、植物必需元素的生理作用及缺素症	(77)
第二节 植物细胞对矿质元素的吸收	(80)
一、生物膜	(80)
二、细胞吸收矿质元素的方式和机理	(80)
第三节 植物对矿质元素的吸收	(82)
一、植物根系吸收矿质元素的特点	(82)
二、根系吸收矿质元素的区域和过程	(82)
三、影响根系对矿质元素吸收的因素	(84)
第四节 矿质元素在植物体内的运输和分配	(86)
一、矿质元素运输形式、途径和速度	(86)
二、矿质元素的利用与再分配	(86)
第五节 矿质营养理论与农业生产应用	(87)
一、作物需肥的特点	(87)
二、合理施肥的指标	(88)
三、发挥肥效的措施	(89)
四、叶面施肥(根外营养)	(90)
第六章 植物生长物质及其在农业生产上的应用	(92)
第一节 生长素类	(92)
一、生长素的发现	(92)
二、生长素的分布、运输与存在形式	(94)
三、生长素的代谢	(95)
四、生长素的生理效应	(97)
五、生长素作用机理	(98)
第二节 赤霉素类	(99)
一、赤霉素的发现与化学结构	(99)
二、赤霉素的分布、运输与存在形式	(100)
三、赤霉素的生物合成	(101)

四、赤霉素的生理效应	(101)
五、赤霉素的作用机理	(102)
第三节 细胞分裂素类	(103)
一、细胞分裂素的发现与化学结构	(103)
二、细胞分裂素的分布、运输与存在形式	(104)
三、细胞分裂素的代谢	(105)
四、细胞分裂素的生理效应	(105)
五、细胞分裂素的作用机理	(106)
第四节 脱落酸	(108)
一、脱落酸的发现及其化学结构	(108)
二、脱落酸的分布与运输	(108)
三、脱落酸的代谢	(109)
四、脱落酸的生理效应	(109)
五、脱落酸的作用机理	(110)
第五节 乙 烯	(112)
一、乙烯的发现	(112)
二、乙烯的分布、运输和生物合成	(112)
三、乙烯的生理效应及作用机理	(113)
第六节 其他植物生长物质	(115)
一、油菜素内酯	(115)
二、茉莉酸类	(116)
三、水杨酸	(118)
四、多胺类	(119)
五、其他类植物生长物质	(120)
第七节 植物生长物质与农业生产应用	(121)
一、植物激素间的相互关系	(121)
二、植物生长调节剂类型与农业生产	(122)
三、常用植物生长调节剂的使用方法	(126)
四、应用生长调节剂的注意事项	(127)
第七章 植物的生长生理及其在农业生产上的应用	(128)
第一节 植物细胞的生长与分化	(128)
一、细胞分裂的生理	(128)
二、细胞伸长的生理	(131)
三、细胞分化的生理	(132)
四、植物的组织培养	(132)
第二节 种子的萌发	(135)
一、种子萌发的外界条件	(136)
二、种子萌发过程中的生理生化变化	(137)

三、种子寿命、老化与生活力	(140)
第三节 植物的生长与生产应用	(141)
一、植物体的生长	(141)
二、植物生长的周期性	(142)
三、植物生长的相关性与农业生产	(144)
四、环境条件对植物生长的影响	(148)
第四节 植物的运动	(152)
一、向性运动	(152)
二、感性运动	(155)
三、生物钟	(156)
第八章 植物的生殖与衰老生理及其在农业生产上的应用	(158)
第一节 植物的成花生理	(158)
一、春化作用及其在农业生产上的应用	(158)
二、光周期现象及其在农业生产上的应用	(162)
第二节 植物的授粉与受精生理	(171)
一、花粉生理	(171)
二、受精生理	(173)
三、成熟生理	(176)
四、衰老生理	(185)
第九章 植物的抗逆境生理及其在农业生产上的应用	(192)
第一节 植物抗逆的生理基础	(192)
一、逆境的种类与植物的抗逆性	(192)
二、植物在逆境下的形态与生理变化	(194)
三、渗透调节与抗逆性	(194)
四、植物激素在抗逆性中的作用	(196)
五、膜的变化与活性氧平衡	(196)
六、逆境蛋白与抗逆有关基因	(197)
七、植物的交叉适应	(199)
第二节 植物的抗寒性	(199)
一、冷害与抗冷性	(199)
二、冻害与抗冻性	(201)
第三节 植物的抗热性	(204)
一、热害与热害生理	(204)
二、植物耐热性的机理	(205)
第四节 植物的抗旱性与抗涝性	(206)
一、旱害与抗旱性	(206)
二、涝害与抗涝性	(209)
第五节 植物的抗盐性	(211)

一、盐害与抗盐性	(211)
二、盐分的机理	(211)
三、植物抗盐性及其提高途径	(212)
第六节 环境污染与植物抗性在农业生产上的应用	(213)
一、环境污染	(213)
二、大气污染	(213)
三、水和土壤污染	(215)
四、提高植物抗污能力与植物对环境的保护	(216)
五、提高作物抗逆性的途径及其在农业生产上的应用	(217)

绪 论

一、植物生理学的定义及其与农业生产的关系

(一)植物生理学的定义及包含的内容

植物在自然界中分布广泛、种类繁多,能制造有机物、净化空气、保持生态平衡等,是人类和动物赖以生存和繁衍的物质基础。植物的生长发育与我们的生活息息相关,植物生理学就是研究植物生命活动规律的科学,即指研究植物生长发育等生命活动规律的机理、本质及其调控,揭示植物与环境条件统一过程中相互联系的一门学科。植物生理学内容主要涉及植物的代谢生理、发育生理和逆境生理等内容。植物代谢生理包括了植物光合作用、呼吸作用、水分代谢、矿质营养、植物生长物质等内容;植物发育生理包括了种子萌发生理、营养生长特性、生殖生长、衰老和脱落等内容;植物逆境生理主要研究不利的环境因素对植物生长的影响,如研究干旱、寒冷、高温、水涝、盐碱、病虫害以及环境污染对植物的危害。

(二)植物生理学与农业生产的关系

农业生产上产量的提高、品质的改善、水土的保持和环境的净化等各个方面都与植物生长发育密切相关,植物生理学就是研究和了解植物在各种环境条件下进行生命活动的规律和机理,并将这些研究成果应用于一切利用植物进行生产的实践中。

植物的生长发育是农林业生产的重要环节,为畜牧业与水产业提供有机物质;与水土保持和环境净化密切相关;植物合成的生物碱、橡胶、鞣质等又是工业原料或药物的有效成分。认识植物的生理、生化过程与本质,就可合理地利用光、气、水、土资源,发展农(林)业生产,保护和改造自然环境,所以植物生理学是一门来源于农业生产实践,又指导农业生产实践,服务于农业生产的一门学科。

二、植物生理学的发展历程

(一)我国植物生理学的发展

中国作为四大文明古国之一,在4 000多年前(公元前27世纪)就有神农氏种植五谷之传说,在3 000多年前(公元前14世纪—公元前11世纪),中国的甲骨文中就有涉及植物生理活动的关于农业耕耘施肥的记述。其后,公元前2世纪的《汜胜之书》,公元6世纪贾思勰的《齐民要术》,1637年宋应星的《天工开物》等专著中分别记载了农、林、果树和野生植物的利用,植物的嫁接技术,豆科植物用于肥田,豆类和谷类轮作可以增产,以及植物种子的处理、繁殖和贮藏等植物生理学知识。

中国比较系统的植物生理学知识是 20 世纪 20 年代初从国外引进,钱崇澍(1883—1965)、张珽(1884—1950)留学回国后,开始讲授植物生理学;李继侗(1892—1961)自 1927 年起先后在南开大学、清华大学,罗宗洛(1899—1978)自 1931 年起先后在中山大学、中央大学、浙江大学、中央研究院,汤佩松(1903—2001)自 1933 年起先后在武汉大学、清华农业研究所等地建立了植物生理学实验室。他们的研究成果至今仍为国内外文献所引用。20 世纪三四十年代,由于抗日战争和战后国内的动乱,各大学及研究所颠沛流离,植物生理学亦与其他学科一样未得到充分发展,专业队伍总共不过 30 人。1949 年以后,植物生理学的研究和教学工作发展很快,在有关植物生理学的各个领域里,都程度不等地开展了工作,尤其是在光合作用的研究,取得了有重要意义的成果。目前,在我国设有中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所;各大地区的植物研究所及各高等院校中设有植物生理学研究室(组)或教研室(组);农林等部门设立了作物生理研究室(组)。中国植物生理学会自 1963 年成立后,已召开过多次全国性的代表大会,并出版了论文集。许多省、市、自治区陆续成立了地方性植物生理学会。中国植物生理学会主办了《植物生理与分子生物学报》和《植物生理学报》(原《植物生理学通讯》)两种刊物。

(二) 国外植物生理学的发展

国外植物生理学发展主要经历了三个时期。

第一时期是植物生理学的孕育时期(从 16 世纪至 17 世纪)。荷兰人范尔蒙(V. Helmont, 1577—1644)把一条柳枝栽在盆中,每天浇水,5 年以后柳枝增重 30 倍,而盆中土的重量减少甚微,因此他认为植物的物质来源不是土而是水。这是第一次用实验的方法研究植物的生理现象。其后,英国的哈勒斯(S. Hales, 1672—1761)研究蒸腾,从理论上解释水分吸收与运转的道理。英国的普里斯特利(J. Priestley, 1733—1804)发现老鼠在密封钟罩内不久即死亡,而与绿色植物一起放在钟罩内则不死。荷兰的印根胡兹(J. Ingenhousz, 1730—1799)接着了解到绿色植物在日光下才能清洁空气,初步建立起了空气营养的观念。

第二时期是植物生理学的奠基与成长时期(从 18 世纪至 19 世纪)。1840 年德国李比希(J. Liebig)出版了《化学在农业和植物生理学上的应用》,成为利用化学肥料的理论创始人。随着知识的积累和系统化,1800 年,费菲尔(W. Pfeffer)撰写并出版了《植物生理学》。19 世纪后期德国的萨克斯(J. Sachs)首先开设了植物生理学专门课程。在他与其学生们的努力下,植物生理学从植物学中独立出来,成为一个专门的学科。

第三时期是植物生理学发展的时期(从 20 世纪至今)。随着物理学和化学的发展以及研究仪器与方法的改进,使得分析结果更加精细和准确。此阶段,植物生理学的各个方面都有突破性的进展,使植物生理学一端深入到细胞水平;20 世纪三四十年代进入细胞器水平,如以离体的线粒体、叶绿体来分析呼吸和光合等作用的机理;20 世纪 50 年代以后,深入到大分子的组合,生物膜的结构与功能,离体酶系的作用,以及电子传递系统机理等纵深方面,跨入分子水平或亚分子水平。从研究的时间尺度而论,从范尔蒙实验需 5 年缩短到现在有的实验只需几天、几小时,甚至缩短到秒级、毫秒

(10^{-3} 秒)级、微秒(10^{-6} 秒)级、纳秒(10^{-9} 秒)级甚至皮秒(10^{-12} 秒)级了。

植物生理学发展的另一端走向宏观。由对植物个体,扩展到群体、群落的研究。因为无论是在人为的农田还是自然界中,植物都是聚集在一起,很少单株生存;农业生产也常是以土地面积为单位,而不是按单株来计算产量。因此必须注意群体的结构和活动;植物体与外界环境及其他植物之间的相互影响和关系;通风透光、土壤水肥供应情况以及共生和互斥的现象和机理。这样植物生理学就与生态学接壤,并发展出了植物生理生态学和生态生理学这两门分支学科。

近代植物生理学家的研究工作,已部分进入定量的阶段,在引入电子计算机等新技术后,开始了对植物生理活动的数学模拟。因为植物几乎是吸收和转化太阳能的唯一成员,所以在探讨生命起源、开发能源、宇宙航行、地球外生命以及仿生模拟等问题时,植物生理学也是必不可缺的。

三、植物生理学在农业生产上的应用

植物是地球上利用太阳能合成有机物的主要自养生物,研究植物的生命活动规律,通过人为的创造性调控,对农业生产有着极为重要的意义。

(1)农业以栽培植物为主体,要控制作物的生命活动,增加产量并提高质量,就需要了解植物的生理活动。如:对植物矿质营养知识的了解是合理施肥的基础,无土栽培就阐明了植物的生长发育与所需矿质营养的关系;对植物的水分代谢进行分析为农业生产上合理灌溉提供了方案;对植物光周期或春化作用的了解,就知晓气象条件如何决定物候期、有利于农业生产上对引种成功的预测,而且可以用人工照光或遮暗、春化处理等办法来控制开花,满足市场所需;激素的发现通过人工合成生长调节剂,在农业生产上就可促进插条生根,疏花疏果,诱导、加强或解除各种休眠,促进或抑制生长等以提高农产品产量和质量;除草剂的应用代替了几千年来的人工除草,节约了大量劳力;光合、代谢、运输、抗性等生理机理的研究为选种、育种提供了筛选指标;组织培养、细胞培养等技术的发展,为加快纯种的繁殖、改良与创造新种开辟了新的途径。在数次农业及粮食的国际会议讨论中,曾提出数项迫切的研究任务,如光合作用与增产、生物固氮、矿质吸收、对不良环境的抗性、对竞争性生物系统的抗性、植物的生长发育与激素等都属于植物生理学的范畴。其余如遗传工程、细胞工程、菌根及土壤微生物、大气污染、病虫害的控制,也与植物生理学有关。所以植物生理学是农业现代化知识的重要基础。

(2)环境保护、防污治污,也涉及植物生理学研究。如用植物固沙防风、净化水源等。工业的迅猛发展,化石燃料大量燃烧,空气中碳含量水平显著增加,对全球气候的显著影响,增加光合作用来吸收碳等。

(3)当今日益突出的新能源的开发问题,也涉及植物生理学研究。古代留存的化石燃料资源总有枯竭的一天,各国对于寻求可以更新的能源均很重视。现地球上捕获转化太阳能的最重要的途径还是绿色植物的光合作用,每年能固定 3×10^{21} J,虽然落在地球上日光能不到总量的千分之一,但已经 10 倍于世界上每年的能量消耗。提出的办法如:①利用现有的植物残渣制成沼气,在中国很多地方已经推广应用;②使植物产

物发酵制造酒精,在某些国家已大量生产;③利用不适于耕种的土地栽植产油脂或碳氢化物的植物以提取燃料;④利用藻类或离体的叶绿体在光下产生氢气;⑤用提取的叶绿素及人造的无机半导体物质模拟分解水来放氢。这些都是从植物生理学研究发展出来的。太阳光能取之不尽、用之不竭,如果能用来产生氢作为燃料,氧化燃烧后又变成水,就可反复使用,且不会造成污染。

第一章 植物的呼吸作用及其在农业生产上的应用

呼吸作用是将植物体内的有机物质不断分解,释放能量以满足各种生理活动的需要,其中间产物在植物体各主要物质之间的转变起着枢纽作用,所以,呼吸作用是植物代谢的中心,生产上经常应用植物呼吸作用的变化规律来指导农业生产。

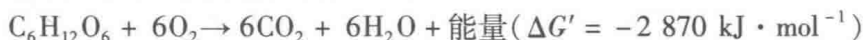
第一节 呼吸作用的生理意义

一、呼吸作用的概念

呼吸作用是指生活细胞内的有机物,在一系列酶的参与下,逐步氧化分解成简单物质,并释放能量的过程。在呼吸过程中,被氧化分解的物质,称为呼吸底物(或呼吸基质)。植物的呼吸底物主要是葡萄糖。

依据呼吸过程中是否有氧参与,可将呼吸作用分为有氧呼吸和无氧呼吸两大类型。有氧呼吸是指生活细胞利用分子氧(O_2),将某些有机物质彻底氧化分解释放二氧化碳(CO_2),同时将氧还原为水(H_2O),并释放能量的过程。这些有机物常为碳水化合物、有机酸、蛋白质、脂肪等,均可以作为呼吸底物。在正常情况下,有氧呼吸是高等植物进行呼吸的主要形式。

有氧呼吸以葡萄糖为底物的总反应式为:

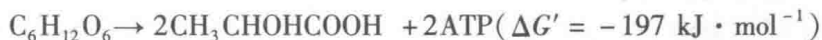


然而,在某些条件下,植物也被迫进行无氧呼吸,无氧呼吸指生活细胞在无氧或缺氧条件下,把某些有机物分解成为不彻底的氧化产物(酒精、乳酸等),同时释放出部分能量的过程。微生物的无氧呼吸统称为发酵,如酵母菌的发酵产物为酒精,称为酒精发酵。腌渍酸菜出现的酸味则是乳酸发酵的结果。

酒精发酵型无氧呼吸的反应式为:



乳酸发酵型无氧呼吸的反应式为:



二、呼吸作用的生理意义

呼吸作用在植物的生命活动中主要有如下 3 个方面的生理意义:

(一) 为生命活动提供能量

植物的各种生命活动均需要消耗能量,能量的来源主要是植物通过光合作用,把太阳光能转变为化学能贮存在有机物中,而有机物中贮藏的能量要加以利用,就必须依靠呼吸作用。植物进行呼吸作用,释放的能量一部分以热的形式散失,另一部分以 ATP、NAD(P)H 等形式储存,当 ATP 等分解时,将其能量释放出来供植物的生命活动所需。如植物对营养元素的吸收、运输,有机物质的合成,细胞的分裂与生长,植物的生长和发育等。

(二) 为其他重要有机物质合成提供原料

呼吸作用过程中会产生一系列中间产物,其中有一些中间产物化学性质十分活跃,如丙酮酸、 α -酮戊二酸、苹果酸等,它们是进一步合成植物体内各种重要化合物(核酸、氨基酸、蛋白质、脂肪、有机酸等)的原料。没有呼吸作用,细胞中的物质代谢不可能进行,所以,呼吸作用是植物体内物质代谢和能量代谢的中心环节,是衡量植物生命活动旺盛与否的一个标志。

(三) 增强植物抗病免疫能力

植物受伤或受到病菌侵染时,呼吸速率明显升高,呼吸过程中的氧化系统可以迅速氧化病原微生物分泌出来的毒素,使寄主不受危害。同时染病组织的多酚氧化酶和抗坏血酸氧化酶活性也随之提高,多酚氧化酶的氧化产物对病原菌菌丝体生长有抑制作用,且加速细胞壁的木质化或木栓化,促进伤口愈合,以减少病菌的浸染。呼吸作用加强可促进具有杀菌作用的绿原酸、咖啡酸等物质的合成,以增强植物的免疫力。

第二节 植物的呼吸代谢途径

高等植物呼吸代谢的特点,主要有以下 3 个方面:①复杂性,呼吸作用的整个过程需一系列酶参与,过程复杂;②是物质代谢和能量代谢的中心,它的中间产物又是合成多种重要有机物的原料,起到物质代谢的枢纽作用;③呼吸代谢的多样性,表现为呼吸途径的多样性。如植物呼吸代谢并不只有一种途径,不同的植物、同一植物的不同器官或组织在不同的生育时期、不同环境条件下,呼吸底物的氧化降解可以有不同的途径。此外,还有电子传递系统的多样性和末端氧化酶的多样性。

一、糖酵解途径

糖在无氧条件下通过酶催化降解成丙酮酸,并释放能量的过程,称为糖酵解。为纪念在研究糖酵解途径方面有突出贡献的 3 位德国生物化学家 Embden, Meyerhof 和 Parnas,又把糖酵解途径称为 Embden - Meyerhof - Parnas 途径(简称 EMP 途径)。糖酵

解普遍存在于动物、植物和微生物的所有细胞中,在细胞质中进行。以葡萄糖为例,1分子葡萄糖大约经过10个步骤逐步氧化,最终形成2分子丙酮酸(见图1-1)。

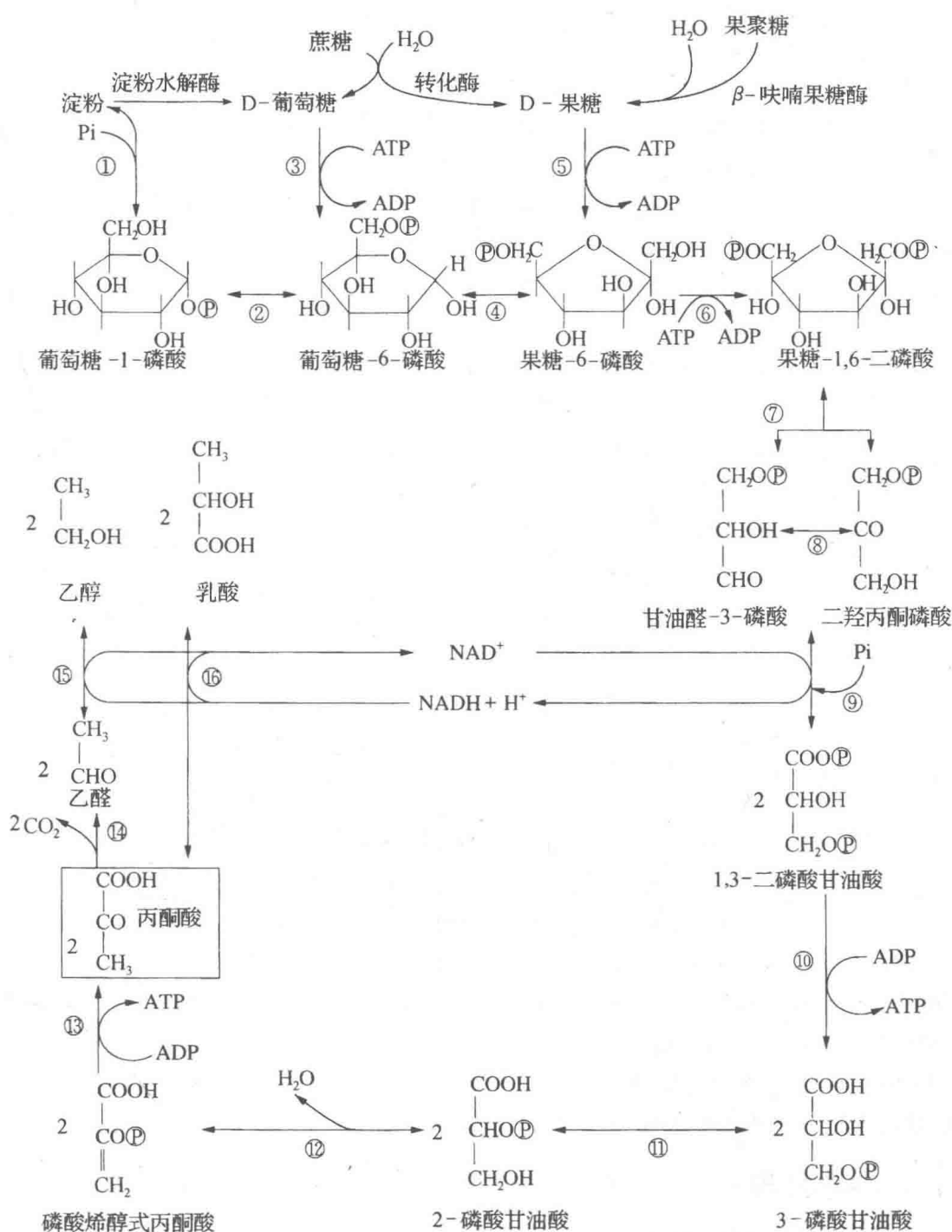
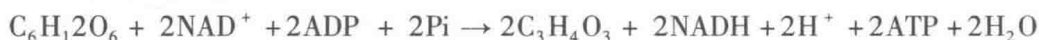


图1-1 糖酵解途径

①淀粉磷酸化酶;②磷酸葡萄糖变位酶;③己糖激酶;④磷酸葡萄糖异构酶;⑤果糖激酶;⑥磷酸果糖激酶;⑦醛缩酶;⑧磷酸丙糖异构酶;⑨磷酸甘油醛脱氢酶;⑩磷酸甘油酸激酶;⑪磷酸甘油酸变位酶;⑫烯醇化酶;⑬丙酮酸激酶;⑭丙酮酸脱羧酶;⑮乙醇脱氢酶;⑯乳酸脱氢酶

糖酵解第一阶段是己糖的磷酸化:葡萄糖在 ATP 和己糖激酶催化下,磷酸化为葡萄糖-6-磷酸,经异构酶作用为果糖-6-磷酸,再磷酸化为果糖-1,6-二磷酸;第二阶段为己糖磷酸的裂解:果糖-1,6-二磷酸在醛缩酶催化下,裂解为2分子丙糖磷酸;即甘油醛-3-磷酸和二羟丙酮磷酸,两者相互转化,此过程中消耗2分子ATP。第三阶段是ATP和丙酮酸的生成:甘油醛-3-磷酸在脱氢酶的催化下,经过脱氢和磷酸化转化为甘油酸-1,3-二磷酸。随后,在甘油激酶作用化脱磷酸转化为甘油酸-3-磷酸,脱下的磷酸使ADP磷酸化为ATP,从而产生一个高能键。甘油酸-3-磷酸在变位酶作用下转变为甘油酸-2-磷酸,再经脱水转化为磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)。最后,磷酸烯醇式丙酮酸在丙酮酸激酶催化下转化为丙酮酸,脱下来的磷酸使ADP磷酸化为ATP,产生一个高能磷酸键。这样,1分子葡萄糖经过糖酵解,分解成为2分子丙酮酸。

糖酵解的反应式如下:



糖酵解的生理意义:

(1)糖酵解的部分中间产物(如甘油醛-3-磷酸等)是合成其他有机物质的重要原料,其终产物丙酮酸可通过各种代谢途径,产生不同物质。

(2)糖酵解中生成的ATP和NADH,可使生物体获得生命活动所需要的部分能量和还原力。

(3)糖酵解普遍存在于生物体中,是有氧呼吸和无氧呼吸经历的共同途径。

(4)糖酵解有三个不可逆反应,但其他反应均是可逆的,它为糖异生作用提供基本途径。

糖酵解的调节:

巴斯德很早就发现,酵母菌在无氧条件下所消耗的糖,比在有氧条件下又多又快。这种氧抑制酒精发酵的现象,称为“巴斯德效应”。这个效应中有两个问题尚需解决,第一是有氧条件下发酵作用怎么会停止?第二是有氧条件下糖酵解速度为什么会变慢?

引起巴斯德效应的原因实质就是糖酵解的调节:糖酵解(EMP)中有两个关键酶——磷酸果糖激酶和丙酮酸激酶。ATP、柠檬酸是两个酶的主要负效应物,抑制磷酸果糖激酶和丙酮酸激酶的活性,糖类分解就慢,糖酵解速度也变缓。在有氧条件下丙酮酸进入线粒体生成ATP和柠檬酸,抑制丙酮酸激酶,导致PEP、3-PGA量上升,进而对磷酸果糖激酶有反馈抑制作用;而K、Mg、P_i可提高酶活性,无氧条件下则积累较多的P_i和ADP,对糖酵解有促进作用;有氧时细胞质中的NADH进入线粒体内膜的呼吸链,缺乏NADH而丙酮酸不能被还原为酒精,因而发酵作用受抑制,糖酵解速度变慢。

二、发酵作用

糖酵解形成的产物丙酮酸,在缺氧条件下,会形成乙醇或乳酸。反应在细胞质中进行。

无氧条件下,NADH去还原乙醛生成乙醇或还原丙酮酸生成乳酸,实现了NAD⁺的再生,使糖酵解得以继续进行。

无氧呼吸过程中葡萄糖分子的大部分能量仍保存在丙酮酸、乳酸或乙醇分子中。能量利用效率很低,有机物质耗损大,且发酵产物酒精和乳酸的累积,对细胞原生质有