

40885

基本館藏

科學譯叢

根據近代資料所瞭解的呼吸 過程的化學機制

費多羅夫等



科學出版社

8
526

科學譯叢

根據近代資料所瞭解的呼吸
過程的化學機制

M. B. 費多羅夫等著

張良誠 孫 岱等譯

科學出版社

1955年12月

內 容 提 要

本書共選譯三篇有關生物體的呼吸作用的重要論文,其中最主要的一篇是蘇聯斯大林獎金獲得者生物學博士費多羅夫教授對於呼吸過程化學機制的一篇總結性論文。此文的作者根據近代的材料,討論了對呼吸學說的的發展有重要意義的巴赫和帕拉琴的關於氧活化和氫活化的理論以及科斯蒂切夫和布特凱維奇關於呼吸與發酵在發生上的聯系的理論,並對這些理論作了評價。在概述了參與呼吸的主要酶系以及有氧呼吸與缺氧呼吸的關係後,作者分別討論了缺氧呼吸和有氧呼吸的化學機制和力能學。缺氧呼吸方面,談到利用硝酸鹽及硫酸鹽的氧來進行呼吸的機制;有氧呼吸方面着重討論了作者對二羧與三羧酸循環在有氧呼吸中的意義的見解,作為對呼吸生物化學現狀的一個總結;第二篇論文是說明植物呼吸作用的生物化學方面的原理;第三篇是說明植物的氧化系統與其免疫性的關係。

讀者對象: 大學生物學教師和學生、農學院、醫學院師生。

根據近代資料所瞭解的呼吸 過程的化學機制

Химизм Процессов Дыхания По
Современным Данным

原著者 [蘇聯] 費多羅夫等
(М. В. Федоров и др.)

翻譯者 張良誠 孫岱等

出版者 科學出版社

北京東皇城根甲42號

北京市書刊出版業營業許可證出字第061號

印刷者 北京新華印刷廠

總經售 新華書店

書號: 6300

(譯) 221

(京) 0001—1,500

字數: 77,000

1955年12月第一版

1955年12月第一次印刷

開本: 787×1092 1/25

印張: 3 21/25

定價: (8) 0.56元

目 錄

根據近代資料所瞭解的呼吸過程的化學機制···M. B. 費多羅夫(1)	
植物呼吸的生物化學原理·····Д. М. 米赫林(54)	
氧化系統與植物的免疫性·····B. A. 魯賓等(72)	

根據近代資料所瞭解的呼吸過程的 化學機制*

M. B. 費多羅夫

- 一. 巴赫和帕拉琴的呼吸理論
- 二. 科斯塔切夫與布特凱維奇的理論中呼吸和發酵在發生上的聯系
- 三. 呼吸時氧化過程中所用的主要酶綜合體
- 四. 呼吸諸過程生理學過程中的統一和差異
- 五. 缺氧呼吸的化學機制和力能學
- 六. 利用硝酸鹽和硫酸鹽的氧進行缺氧呼吸的化學機制
- 七. 有氧呼吸的化學機制
- 八. 利用過氧化物的氧的有氧呼吸
- 九. 二羧與三羧酸的循環及它們在有氧呼吸中的意義
- 十. 有氧呼吸的力能學

一. 巴赫和帕拉琴的呼吸理論

呼吸是生物體內經常進行着的並決定着生物體的生活緊張度的最重要的生理過程之一。科學上到現在為止已經積累起來的大量實驗材料肯定地表明，生物體中任何一種生命現象都在某種程度上和呼吸有關。這一過程，作為生物體全部生命活動的能量基礎來講乃是生物體所不可缺的，因為它是生物體全部生命活動的能量基礎。對於獲得被氧化基質的不穩定中間分解產物，以供原生質新組成部分之合成的原料來說，也是必需的。

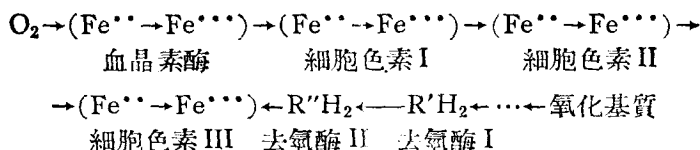
大概正是呼吸作用的如此突出的意義促使了研究者們頑強地去研究作為這一過程的基礎的規律性。俄國的科學家們對於這個問題的研究曾經作了巨大的貢獻。俄國的生物科學在解釋呼吸過程上

早就佔據了主要地位，並起着指導的作用。俄國科學家巴赫(А. Н. Бах)帕拉琴(В. И. Палладин)，科斯蒂切夫(С. П. Костычев)，布特凱維奇(В. С. Буткевич)及許多其他學者，乃是呼吸的最重要理論的奠基者。由於他們所做的工作，我們現在已能相當完全地描述出這一過程的化學進程的情形。

呼吸時的氧化過程的基本方向在於動員氧化基質的氫並把它傳遞給相應的受體。這一傳遞，現在已經確定，是要通過一連串中間步驟而進行的，這些中間步驟似乎是諸反應系統氧化還原電位的順序變移底各個階段。氧化過程這種多階段性(ступенчатость)，如我們在後面將看到的那樣，能夠不僅使諸反應系統的氧化電位逐漸接近起來，並且保證了對在氧化時所釋能量的利用底最大效果。

在各種生物機體中最廣泛出現的呼吸是有氧呼吸。由於在有氧呼吸中氫的燃燒要藉助於分子氧而實現，因而在氧化過程中第一位重要的作用應歸之於氧。巴赫(1912)的廣泛流傳的生物氧化理論即是建立在分子氧的“活化作用”之上的。這理論基於這樣的一種設想，即假設氧藉助於在分子中有不飽和鍵的類似酶的物質而活化。由於這些不飽和鍵的作用，氧分子就與這一物質化合而形成有機的過氧化物。在這一過氧化物中，氧的氧化活性已較高，當進一步受到過氧化物酶的作用時，活性便提高到如此程度，以致氧變得活潑，而能引起相應基質的氧化了。這一觀念後來在許多氧化的事例中得到了直接的證明，因而廣泛流傳起來(奧巴林，Опарин, 1927)。

經過在這方面的進一步研究，又出現了一些近似的理論，其中令人最發生興趣的是瓦爾伯格和凱林(Warburg and Keilin, 1938; 1946)的理論。根據這一理論，由分子氧出發的氧化衝動，通過血晶素酶和三種細胞色素傳與被去氫酶從基質分離下來的活性氫。血晶素酶和細胞色素雖然有着類似的化學結構，並在成分中都含有能由二價形式變為三價形式和由三價變為二價的鐵原子，但是能和分子氧發生反應的只有血晶素酶，細胞色素則僅在自己之間發生反應。因此，按照這一理論，呼吸時的氧化過程應該用下面的圖解來表示：



如在此圖解中所能看到的，在反應的血晶素組成部分中，不含有任何活性氧。在它們內部所發生的只是電子由被氧化環節到下一個被還原環節的轉移。被氧化基質的氫則藉助於受氫體而走近第三細胞色素（細胞色素 C），在這一細胞色素中鐵原子原已處於三價狀態。氫和這種細胞色素發生相互作用時，就把自己的電子給了它，本身則以質子的狀態進入周圍的介質中，該細胞色素的鐵原子則接受了這一電子而轉入二價的狀態。這一狀態通過其餘細胞色素而傳與血晶素酶，血晶素酶再和分子氧發生反應。在這一反應中，從氫所取得的電子由血晶素酶傳與分子氧。結果血晶素酶重新變為氧化狀態，並又能重複上述全部反應的圖解，而氧則與被氧化了的氫作用生成水。

在這樣的反應順序的情況下，似乎就不可能用氧的活化來解釋氧化過程了。但是這樣的推測是不合乎實際情況的，因為任何一種細胞色素都不能把自己的電子給予氧。把電子交給氧這一功能只能由血晶素酶來實現。因此，毋庸置疑的，在血晶素酶和分子氧之間的反應，具有某種我們的研究方法迄今還無法捉摸的微妙特性。由這裏也就必然得出一個結論：在氧化過程中，分子氧必須被血晶素酶活化。例如，關於酵母中有極活潑的細胞色素過氧化酶的資料（Altschul, Abrams 及 Hogness, 1940）證明了這一情況。最後，某些黃素去氫酶在植物細胞和動物細胞中的廣泛分佈也證明了這一點。這些黃素去氫酶處於還原狀態時，不但能和細胞色素發生反應，也能和分子氧發生反應，儘管在這些情形下反應的最後產物是不同的。當黃素去氫酶和分子氧相互作用時，形成過氧化氫；當它和細胞色素系統相互作用時，所形成的則是水。

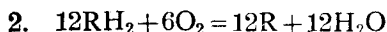
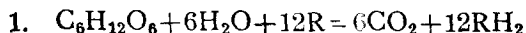
在這兩個系統中，細胞色素系統具有最大的活動性。因此，在得

到氧氣供應較少的生物體的組成中，細胞色素系統最常出現。但是因為進而查明了（米赫林 Михлин, 1947）黃素酶和過氧化物酶之間還存在有一定的相關，所以應該推想，黃素酶和分子氧相互作用時所生成的過氧化氫，會藉助於過氧化酶而被利用來氧化多酚類的化合物。結果，這條途徑又把我們引向氧的活化，引向巴赫的圖解。

雖然細胞色素系統最早發現於動物體的細胞中，但是後來在各式各樣的植物和微生物中也被找到了。根據這一事實，就可以認為細胞色素系統對於所有需氧生物是統一的。差別只在於，它的利用並不是在一切場合下都是同樣廣泛的。許多需氧生物除了這一系統外，還利用一些其他氧化系統，這些氧化系統的活動性與鐵原子的參加無關。具有特別重要意義的是黃素系統和抗壞血酸系統，在後面將更詳細地談到它們。

在所有的氧化體系中，被氧化基質中氫的動員，亦即藉助於去氫酶而實現的過程的第一階段，具有很重要的意義。所以，簡單地敘述了主要以氧的活化為根據的各種呼吸理論之後，我們來轉而談一談基於氫的活化的各種理論。這些理論中最有意義的是帕拉琴（1907, 1915, 1916）的學說和威蘭德（Wieland, 1922）的理論。

帕拉琴的理論在李沃夫（С. Д. Львов）的詳盡總結（1950）和他的其他論文（1924）中有透澈的闡述，這一理論的基本內容可以歸結為如下兩個方程式：



帕拉琴的第一方程式表示，在開始的階段，被氧化材料藉助於水分解為二氧化碳和活潑的氫。去氫酶（帕拉琴稱之為還原酶）在這一過程中實行着主要的功能。把基質的碳氧化為二氧化碳所必需的氧是取自水的，分子氧完全不參加這一氧化階段。只是為了恢復去氫酶並使它們轉變為活潑狀態，才需要分子氧。這一回復作用，帕拉琴用第二方程式來指明，也只是為了完成這一氧化階段才需要氧化酶把氧活化。

約四十年以前帕拉琴所表述的理論便是如此。最初這個理論不但沒有人贊同甚至還被抹殺了。只是到了後來才有幾個外國學者 (Weiland, 1925; Thunberg, 1928, 等) 着重地研究了它。然而, 如俄國人的發現所往往遭遇到的那樣, 這一理論却被外國學者掠為已出了。祇有在這一理論被積極研究了四十年之後的今天, 才能肯定地意識到帕拉琴對呼吸的氧化過程的見解是多麼意味深遠, 儘管這些觀點當時所依據的是為數不多的實驗材料。

呼吸的第一個階段是氫的動員, 且是借助於去氫酶來實現的, 這一事實現在誰也不再懷疑它了。帕拉琴在世時, 這些酶的具體代表者還沒有被人們知道。今天則它們已經被很好地研究過, 它們在活細胞原生質中的存在也可以認為是已經完全證實的了。這些酶是很專一的, 其中每一種只對一定的基質起作用。由於這緣故, 在活細胞中所見到的去氫酶種類極為紛繁。它們全都是活潑的氫受體, 這些氫受體能將動員起來的氫傳遞給新的受體, 直到氫最後達到不可逆的受氫體即分子氧為止。

去氫酶在氧化過程中的主導意義後來又進一步靠了人造受氫體而得到證實, 這些人造受氫體中有最重要意義的是甲烯藍。例如, 威蘭德曾經證明, 當有這一受體存在時, 屬於典型需氧生物類的醋酸細菌, 就是在嚴格的缺氧的條件下也能把乙醇氧化為醋酸。更進一步的研究說明, 各種其他生物也能引起這種類型的氧化過程。根據這一點, 威蘭德甚至作出結論說, 呼吸時氧化過程的實質一般的說僅在於氫的活化。由於這緣故, 如大家所知道的, 在威蘭德和把氧化過程中的決定性意義歸之於氧的活化的瓦爾伯格之間曾發生過激烈的爭論。這次爭論繼續了很長的時期, 但是後來自然而然地停止下來, 因為積累起來的實驗材料, 確鑿地證明, 正常的有氧呼吸實兼而具有上述兩種過程。因為這兩個過程在上面引述的帕拉琴的兩個方程式中就已加以確定的了, 所以無疑的, 現代呼吸理論的創始人正是帕拉琴。

呼吸學說發展的主要歷史路標就是如此。以氧活化或氫活化為

呼吸的基礎的上述二理論，差不多在四十年以前就已經由傑出的俄國研究者巴赫和帕拉琴建立了起來。近代關於呼吸的學說底發展表明，這些理論正確地闡明了生物體內氧化過程的基本環節，雖然還不能揭示出對這些過程作了進一步的研究後才弄清楚的全部細節。

二. 科斯蒂切夫與布特凱維奇的理論中呼吸和 發酵在發生上的聯繫

關於呼吸和發酵在發生上的聯繫 (генетическая связь) 這個問題，也具有很大的—般科學意義。如果能夠確定這兩個過程之間的密切聯繫，那末也就有可能來推斷這些過程在過去歷史上是依着怎麼樣的順序發展的。但是，可惜在解決這一問題的道路上，要遇到很多困難，因為在進化的發展和生物適應於周圍環境條件的同時，不僅可以獲得酶，而且也可以喪失以前原有的酶。然而，呼吸和發酵在發生上的聯繫問題，在我們認識這兩個過程的詳細機制以前，還是值得細細地探討的。

最早主張呼吸和發酵之間有發生上的聯繫的人們認為，高等植物就是在有氧條件下，起初也是把醣分解為乙醇和二氧化碳，然後已生成的醇被氧化成二氧化碳和水。但是對於這樣的可能性所作的實驗檢驗很快就表明，這樣解釋過程的進程是和事實相矛盾的。如果這樣的分解真的發生的話，那末自外界加入的乙醇就應該比糖氧化得更快。但是，科斯蒂切夫 (1907) 以及梅茲 (Maze) 和倍利爾 (Perrier) 證明，自外界加入的醇根本不能被氧化。這一事實也就迫使主張呼吸和發酵在發生上有聯繫的人們放棄了最初的過於簡單化的公式。

稍晚些，科斯蒂切夫對問題提出了較為靈活的解釋。他推測：不管是在發酵的情況下或是在呼吸的情況下，糖的分解都從同一些反應開始，並經同一道路進行而達一定的階段，這一階段以後，氧化過程才分道揚鑣。這樣的轉捩階段，科斯蒂切夫認為是丙酮酸和乙醛

之類的先酒精而產生的糖分解的中間產物。這些化合物具有極高度的反應能力，好像能夠完全滿足相應的要求。

可是就是這樣地來解釋問題，還是遇上了不少困難。如果過程是這樣地進行，那末將需氧生物移置缺氧條件下，就應該發生正常的酒精發酵，而有等量的乙醇和二氧化碳產生出來。但是，在大多數情況下，酒精的產量大大低於二氧化碳的產量。從這一困難局面中科斯特切夫作出如下的結論：丙酮酸和乙醛能夠參加到各種副反應中去，這就必然導向乙醇產量的減少。如果接受了這一觀點，則所有在呼吸中氧化醣類的情況下，酒精產量的不合正規，都是可以理解的了。至於蛋白質類型的有機化合物氧化時，過程的進行實際與酒精發酵無關。因為，根據科斯特切夫的意見，各種無氮物質（脂肪、有機酸等）要先改變成醣類，所以當它們在缺氧條件下分解時，也生成酒精和二氧化碳。

作為有利於自己學說的一個重要論據，科斯特切夫提出一個事實，即在植物中廣泛分佈有發酵酶系的所有主要成分。雖然他並不認為缺氧呼吸在需氧生物中有很大的意義，但他認為它們也需要這一酶體系作為有氧呼吸的原始基礎。這一酶系在植物界中的確分佈得很廣泛（Львов, 1950），並且看來在“醣型”呼吸的最初諸階段中是廣泛地被利用着的。

此外，里沃夫關於某些植物在缺氧期積累揮發油的資料，也證明了發酵和呼吸兩種過程的統一。在這些條件下，植物將發酵階段的不穩定產物中的氧動員起來，而將其碳氫化合物骨架以揮發油的形式作為廢物拋棄掉。所有這些事實說明在生物體的生理活動中醣類的缺氧分解的重要作用。這種分解不僅為有氧呼吸的氧化過程輸送原料，而且也是生成在各種合成過程所要進一步利用的不穩定產物的基礎。有利於科斯特切夫關於呼吸和發酵在發生上有聯繫的理論的事實材料就是如此。

有些什麼事實與這個理論不相符合呢？

第一，找到過一些簡單試劑，藉助於它們能夠抑制發酵，同時却

無礙於有氧呼吸。碘代乙酸(CH_2ICOOH)和氟化鈉(NaF)就是這一類的試劑。這兩樣藥品中,前者毒害發酵綜合體的去氫酶系而阻礙磷酸甘油酸的生成,後者則抑制去磷酸作用而妨害丙酮酸之由磷酸甘油酸生成。把這兩種化合物中的任一種加入介質時,發酵就受到抑制,而呼吸則照樣繼續進行。由這裏得出一個似乎是完全合乎規律的結論:呼吸和發酵是互不依賴地進行的。但是在進一步的研究過程中發現,這些抑制劑也阻礙呼吸,不過是稍遲一些而已。這種延遲情形的由來大概是因為:當有上述抑制劑存在時,靠先前積累起來的丙酮酸和乳酸類型的產物的氧化,呼吸還能延續若干時間,因為許多作者曾經指出,碘代乙酸和氟化鈉雖然會使醣的氧化停止,但並不妨礙乳酸鹽和丙酮酸鹽的氧化。

此外,還發現最初實驗這些酶毒物時,在試驗的安排上有某些方法上的錯誤。在這些實驗中,發酵作用是在缺氧條件下被阻抑的,呼吸則是在有氧條件上受阻抑的。這樣安排實驗是不能容許的,因為特爾納(Terner)曾經證明,介質中有氧存在,會削弱碘代乙酸的作用,使它不能充分地阻止發酵作用。這樣一來,對於呼吸和發酵在發生上有聯繫的見解的這一重要異議便被克服了。

第二,曾經發現,許多生物能把葡萄糖氧化為葡萄糖酸,此種氧化與科斯蒂切夫所說必須先發生的醣的缺氧分解毫無關係。又經證明(恩格爾加爾特 Энгельгардт 及其同事),葡萄糖酸以磷酸葡萄糖酸的形式發生進一步的分解,這一分解也與發酵過程沒有任何關係。在這一分解的進程中,第二個碳原子首先被氧化而形成羧基,然後脫掉羧基而生成阿拉伯糖-磷酸酯。後一產物再被氧化而形成羧基,隨後形成羧基和再行去羧。碳原子鏈就可以這樣逐漸短縮,直到由葡萄糖生成丙酮酸,丙酮酸以後就進入通常的氧化循環中去。根據這些資料,恩格爾加爾特提出了一個假設,按照這一假設,發酵和呼吸在形成己醣-磷酸酯時即開始分道揚鑣。如果第二個磷酸殘基聯到了己醣上而形成了己醣二磷酸酯,那末呼吸的道路就將被堵上,因為己醣二磷酸酯不能被氧化,雖然它很容易被發酵。如果祇有一個磷酸

基聯了上去，那末己醯就將參與直接的氧化，並用縮短自己的碳原子鏈的方法逐漸變為丙酮酸。

但是就是這一反對意見，也是可以克服的。假如過程真是這樣進行的話，那末在各種不同的生物機體的組成中就應該廣泛地找到葡萄糖酸。可是它却是相當少見的。最後，假如過程是這樣地進行的話，許多糖氧化的結果都應生成葡萄糖酸，然而這種情形也沒有發現，雖然在呼吸作用中有極為不同的多種糖都很容易被氧化。末了，看來就是己醯二磷酸酯也是與呼吸有關的一個階段，因為把抑制丙酮酸形成的氟化鈉引入菠菜葉，不僅阻礙發酵作用，也阻礙呼吸（佔90%）。由於在這種情形下增添葡萄糖也無濟於事，而加入丙酮酸則會使呼吸過程積極化，所以就是在這裏也能證明呼吸與發酵彼此有密切的聯繫。由這一切暫時還只能作出一個結論：葡萄糖之直接氧化為葡萄糖酸，雖然在科斯特切夫的發酵公式中並沒有將它列入，但是，顯然它祇是局部的情況而並不能解決根本問題。

第三，布特凱維奇和巴林諾娃（С. А. Баринова）一起證明，濃度相當於 4×10^{-4} 的碘代乙酸能完全令發酵停止，但是並不妨礙檸檬酸的形成。這一事實顯然和呼吸與發酵有聯繫的說法相矛盾。

但是，因為當這一抑制劑的濃度更高時，不但發酵作用停止，檸檬酸的形成也停止，所以就是這些資料也還不足以取消科斯特切夫的理論，特別是，第二種發酵毒物——氟化鈉——，如里沃夫（1938）所曾經證明的，會抑制檸檬酸的形成而無礙於葡萄糖酸的生成。顯見它的生成確實是與發酵作用有關，這也是有利於科斯特切夫的理論的。

此後曾得到關於檸檬酸產量的資料，也是和科斯特切夫的理論不相符的。假若這一酸的形成過程是經由發酵的道路而進行的，那末它的最高產量不應該超過71.1%。然而布特凱維奇和加葉夫斯卡婭（Гаевская）得到的檸檬酸產量却相當於98.2%。這些資料初看起來似乎完全足以推翻科斯特切夫的理論了。既然事實和檸檬酸分兩個階段形成的公式相矛盾，就應該廢棄這一理論而承認檸檬酸是

通過直接氧化生成的。其他的出路似乎是不會有的了。但是這樣情形也沒有繼續多久。很快又發現了一些新的事實，根據它們不得不換一種方式來對待這個被研究問題底實質。據發現，微生物能夠吸取二氧化碳，並使它參加到自己的基本代謝中來。二氧化碳通常與低分子的有機酸結合（和丙酮酸結合的時候最多），結合的位置在有機酸的甲基所在處，由而生成相應的羧基。結果碳原子鏈就增長了一個單位。而如果由於吸收了二氧化碳而發生了這樣的碳鏈增長，那末關於檸檬酸最高產量的平衡計算也就失去了它的意義。

綜上所述所得出的結論是：科斯特切夫關於呼吸與發酵在發生上的聯繫的理論，看來是符合於事實並可以被接受為瞭解呼吸與發酵的相互聯繫的基礎的。只是關於其適用的範圍方面可能有問題。對於瞭解醣類的呼吸來講，兩個階段的公式大概是完全適用的，但這還不等於說，它對於理解其他無氮物質底氧化的化學機制也是完全適當的。

科斯特切夫當初認為，任何在呼吸作用中受到氧化的無氮物質，都必須轉變為糖，然後就按照通常的氧化醣類的公式被氧化。他的理論中這一原理當然是不能被接受的，因為我們知道，有很多氧化過程，是並不先經過酒精發酵類型的分解而後完成的。根據這一點，布特凱維奇在其較晚的一篇著作（Буткевич, 1941）中表述了他的呼吸過程單階段進程理論中最重要的一些原理。他寫道：“根據最新的資料，應該認為，有許多過程是靠直接氧化來進行的……醣的氧化轉化的反應需要我們把變化的全部多樣性包括在內來進一步加以研究。由於這種研究受到了對呼吸過程的先入為主的觀點（這種觀點迄今在生理學上還廣泛地通行着）的阻礙，所以應該放棄將這些過程去湊那對它們來說是不適當的過於簡化了的公式的企圖，而應該把生理學上最新的成就考慮在內來制訂新的呼吸公式”（第115頁）。這些話顯然是正確的。布特凱維奇叫人們不要企圖把多樣性的呼吸過程安排在一個劃一的簡單化的公式中，他這個號召到今天依舊是現實的，雖然生理學的近代發展表明，這些公式中的那一個都不能說明呼

吸時發生的過程底全部多樣性。各種不同的生物機體能夠發生各種不同的酒精發酵型的醣分解過程，也能夠發生不先斷裂碳原子鏈的各種各樣的氧化過程（後者是布特凱維奇認為最可被接受的）。正應該在這一方向進行更進一步的實驗工作。任何假設都不能把現象包括無遺，它只是在作為進一步的研究的工作工具上才有它的價值。

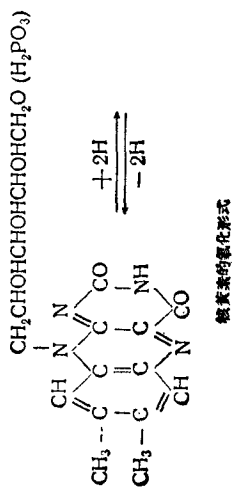
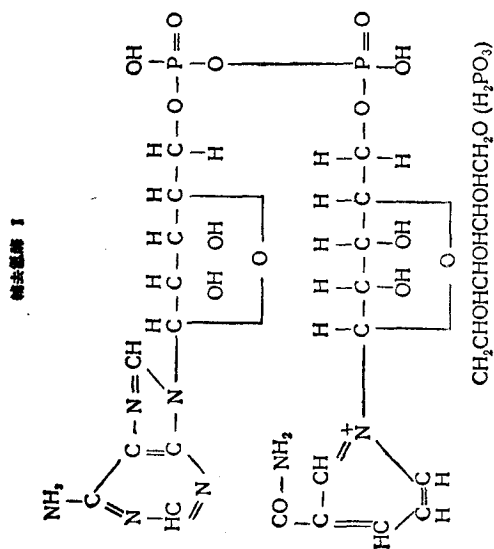
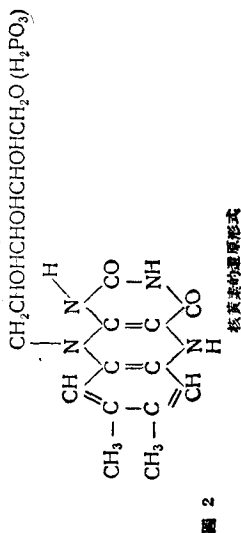
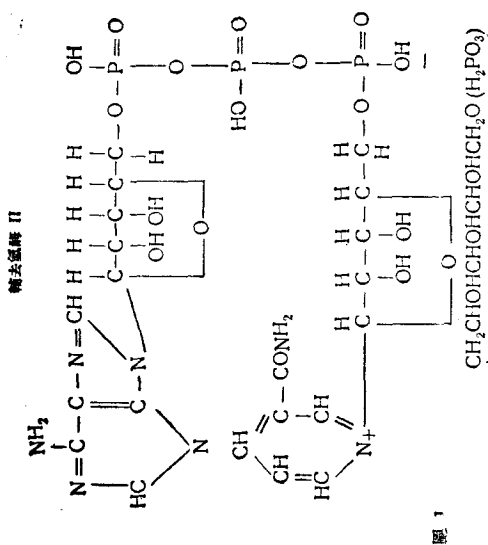
三. 吸呼時氧化過程中所用的主要酶綜合體

在分析了說明呼吸時氧化過程進行情況的一般原理之後，我們現在轉而介紹一下氫和氧活化作用的具體參與者。上面已經說過，作為氫的活化劑和傳遞體的是去氫酶，而作為氧的活化劑和傳遞體的是氧化酶。到現在為止，對於這些酶的個別代表者不僅由化學方面已經作了深入的研究，並且在許多情況下已經完全確定了它們的化學結構。氫的活化劑中研究得最透澈的是吡啶去氫酶和黃素去氫酶，氧的活化劑中研究得最透澈的則是血晶素酶和過氧化酶。所有這些酶都是具有兩個組成部分的。它們由輔基和膠體攜帶者（Коллоидный носитель）所組成。它們的膠體攜帶者是蛋白質型的，但是與輔基相結合的蛋白質不僅在不同酶中是不一樣的，而同一酶在不同的反應階段，其蛋白質也有區別。在酶令基質去氫，亦即執行氧化功能的那些場合下，膠體攜帶者是氧化電位較高的蛋白質；而在酶把動員了的氫傳送給受體，亦即執行還原機能的那些場合下，膠體攜帶者是氧化電位較低的蛋白質。膠體攜帶者和活動基之間的結合，通常是核甙酸型的結合。

第一級去氫酶的活動基是與戊醣（核糖）及磷酸結合着的吡啶，可以用圖 1 的結構式來表明：

從這個結構式可以看出，輔去氫酶 I，或稱輔醣酶，乃是腺嘌呤和菸鹼酸鹽胺的甙核甙酸，而輔去氫酶 II 與它的區別在於多含了一個磷酸分子。

由於這些去氫酶的輔基在紫外光中有很明顯的吸收帶，所以它們的作用機制曾經被很好地研究過。在氧化狀態時，它們在 $2600\text{\AA}$

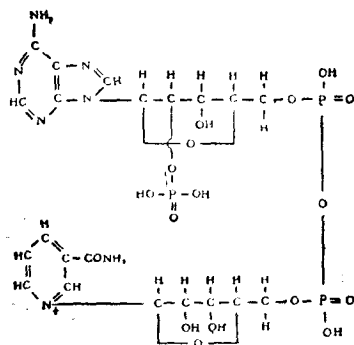


波長處有一吸收帶；而在還原狀態時則在 $3400\text{\AA}$ 波長處還有一條吸收帶。這兩條吸收帶中，第一條 ($2600\text{\AA}$) 是屬於腺嘌呤和菸鹼酸醯胺的。第二條則為這些輔酶的還原形式所特有，而在腺嘌呤和菸鹼酸醯胺方面是看不到的。

如爾後所確定的，這一吸收帶是屬於還原了的吡啶環的。根據這些資料，很明顯地可以看出，這些輔酶的與氫結合和將氫交出，是由於菸鹼酸醯胺的吡啶環底還原和氧化。

在將這些輔酶分離出來並確定了它們的作用機制以後，我們已有可能把各種第一級去氫酶分為三類。被歸入第一類的是能還原甲烯藍和細胞色素（不需任何輔酶參加）的去氫酶。屬於這一類的有 3-磷酸甘油去氫酶、琥珀酸去氫酶和酵母乳酸去氫酶。所有這些去氫酶都是很專一的，只能與一定的基質相互作用。歸入第二類的是組成中含有二磷酸吡啶核甙酸（輔酶 I）的去氫酶。屬於此類的有肌肉乳酸去氫酶、蘋果酸去氫酶、 β -羥丁酸去氫酶、酒精去氫酶、葡萄糖去氫酶、L-穀氨酸去氫酶、丙酮磷酸酯去氫酶以及許多其他化合物的去氫酶。最後，第三類中包括那些在組成中含有三磷酸吡啶核甙酸（輔酶 II）的去氫酶。屬於它的有己醯-磷酸酯去氫酶、異檸檬酸

* 關於輔去氫酶 II 的結構式。根據最新的研究，輔去氫酶 II 的第三個磷酸不在另二個磷酸之間，而在與腺嘌呤相聯的核糖的第二個碳位上，全部結構應如下：



(張良誠註)