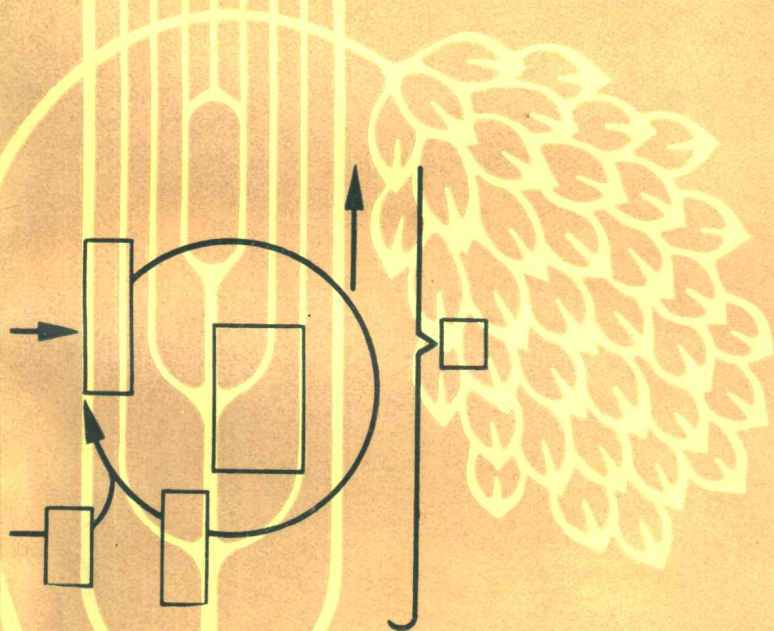


植物生物化学

吴显荣 编



科学出版社

植物生物化学

吴显荣 编

科学出版社

1982

内 容 简 介

《植物生物化学》主要阐明植物有机体在生命活动中的新陈代谢,包括酶化学、核酸的生物化学、光合作用、植物的呼吸作用、蛋白质代谢、蔗糖代谢、淀粉代谢、脂肪代谢、纤维素代谢等内容,并附图88幅。本书对生物化学基础知识阐述清楚、概念明确、深入浅出,并包括近年来生物化学科学新发展的内容。

本书为中级科普读物,可供具有高中以上文化水平的生物科学工作者、中学生物学教师、大专有关专业学生、农业科技人员等阅读、参考。

植 物 生 物 化 学

吴 显 荣 编

责任编辑 王伟济

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街137号

石家庄地区印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1982年12月第 一 版 开本:787×1092 1/32

1982年12月第一次印刷 印张:6 5/8

印数:0001—11,050 字数:143,000

统一书号:13031·2056

本社书号:2800·13—10

定价:0.85元

前 言

现代生物科学的发展，愈来愈深入揭示生物有机体生命活动的本质问题，如分子遗传学的发展就是如此。目前生物化学在现代生物科学研究中起着重要作用。

在生物有机体内不断地进行着各种各样的化学变化，进行着新陈代谢，这些变化表现为生命现象。研究这一生命现象过程中所发生的各种化学变化属于动态生物化学，研究有机体内各种物质成分属于静态生物化学，二者之间是互相依存的关系。植物生物化学就是研究植物的化学成分及其在植物生命活动中变化规律的科学。我们通过了解植物新陈代谢的各种变化——同化和异化作用的规律，就可以进一步认识植物生命现象的本质，进而掌握和利用这一规律为人类造福。

植物生物化学是生物科学的基础学科之一。它和植物遗传学、植物生理学、植物分类学等学科有着密切的关系，同时为农业作物栽培育种、农业化学等提供基础理论的根据。

为了普及植物生物化学的基础知识，编写了这本小册子。供广大读者阅读。有不当之处，请指正。

编 者

1980年1月

目 录

第一章 酶化学	1
酶的特征及发现历史	1
酶的化学性质及组成	3
酶的特异性	4
影响酶促反应的因素	6
酶的催化理论	10
酶的命名与分类	13
酶和农业	16
第二章 核酸的生物化学	23
核酸的结构和性质	24
核酸的生物合成	37
第三章 光合作用	41
叶绿体的结构和色素	42
光合作用的机理	46
三碳植物和四碳植物	58
第四章 植物的呼吸作用	64
呼吸作用的概念和意义	64
植物的无氧呼吸	65
植物的有氧呼吸	73
生物氧化与呼吸链	78
氧化磷酸化及能量的释放	81
植物的末端氧化酶	86
磷酸戊糖途径——PPP 途径	89
第五章 蛋白质代谢	95
蛋白质的重要性	95
氨基酸	96
氨基酸的种类及性质	97

蛋白质的结构	106
蛋白质的分类	110
植物蛋白质	113
蛋白质的生物合成	119
蛋白质的降解	123
第六章 蔗糖代谢	129
蔗糖的化学结构	129
蔗糖的生物合成	130
蔗糖的水解	137
蔗糖的运输及积累	139
第七章 淀粉代谢	140
淀粉的化学结构	140
淀粉的生物合成	143
淀粉的生物降解	152
第八章 脂类代谢	161
脂类的结构	161
脂类与生物膜	173
脂肪的生物合成	180
脂肪的降解	185
第九章 纤维素代谢	189
纤维素的分子结构	189
天然纤维素	191
纤维素的生物合成	196
纤维素的降解	200

第一章 酶 化 学

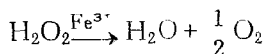
酶的特征及发现历史

人们都知道，在植物体内，各种化学反应是很容易进行的，但在植物体外就不易发生。例如植物在常温常压下进行呼吸的时候，糖类很容易氧化变成 CO_2 和 H_2O ，而在化学实验室里，要想把糖氧化成 CO_2 和水，就必须加热燃烧，才能达到同样的结果。又如当植物种子发芽时，种子内蛋白质水解变成氨基酸，淀粉水解变成糖是很容易的；但若在实验室里要把蛋白质和淀粉用人工的方法水解，就必须加浓酸煮沸才能办到。植物体在常温常压下并没有强酸强碱的条件，化学反应反而比化学实验室有高温高压或酸碱的条件下来得快，这是为什么呢？原来是由于植物体内存在着各式各样的酶的原故。酶又名酵素，它是有机体细胞及组织中的特殊蛋白质，它具有生物催化剂的作用，因此也就能加速有机体新陈代谢过程的速度。植物体中蛋白质、碳水化合物和脂肪等的合成和分解，以及许多化学变化，都是由酶激动的。正是由于酶的存在，才能构成生命的复杂现象。

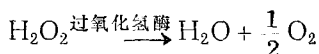
酶是生物体内产生的复杂的生物催化剂，可它们和普通催化剂主要有以下三方面的区别：

1. 普通催化剂是耐热的，而酶却是不耐热的。例如在一定温度($60-70^\circ\text{C}$)下酶就失去效力，而催化剂则不然，在高温下也不失效。

2. 酶的催化活性大大超过普通无机催化剂的活性。例如铁离子可以催化过氧化氢的分解反应：



1 克分子 Fe^{3+} 离子，在 0°C 下，1秒钟可以分解 10^{-5} 克分子过氧化氢，而在同样条件下，用过氧化氢酶，也可催化这一反应：



在同样条件下，一克分子过氧化氢酶却可以分解 10^5 的过氧化氢，过氧化氢酶比无机铁离子的催化活性大100亿倍，等于在空间人造卫星和地上的蜗牛之间的速率关系。

3. 普通催化剂是没有特异性的，往往一种催化剂可以催化许多种化学反应，而酶则有高度的特异性，它们只能催化特定的化学反应，对于其他反应没有作用。

酶的发现虽然是近代自然科学发展的成就，但是酶催化化学反应的事实，在我国古代生产实践中就已利用。如酿酒用的酒母，当时称为“糲”或“酶”。书经上说“若作酒醴，尔惟糲蘖”，就是说酿酒必须用糲的意思。“齐民要术”中叙述的蘖，更进一步说明利用大麦芽中的淀粉酶可使淀粉水解糖化。“酶”有媒介的意思，现代生物学名词采用酶字也表示它们是促进生物体内化学反应的媒介物质。

大约在本世纪三十年代，第一个以晶体状态提取出来的酶是尿酶。以后不久接着提取了胃液及胰液中的消化性酶类。至今已有几百种酶的提纯达到高纯程度。这些酶后来证明都是蛋白质。这一方面促进了蛋白质研究的发展，另一方面也推动了酶催化作用机制的研究。高分子的结构和功能的关系就是这样在科学的旷野中开发出来的，并且进行了理论及实验的探讨。在短短的25年期间，人们对于酶和酶的功能的研究已经从虚构的设想进展到确定有数千个原子按特定关系安

置的三度空间的实体分子。有少数酶的特异性已经可以使用精确的结构与功能的术语来描述了。

酶的化学性质及组成

一 酶的化学性质

我们已知道酶是生物催化剂,是催化活性很强的蛋白质。因此,它和蛋白质有许多共同的物理化学性质:

1. 酶能溶于水、含水甘油、稀酒精或稀盐溶液,但不溶于脂肪溶剂中。蛋白质也如此。

2. 酶可以用蛋白质沉淀剂,如浓酒精、硫酸铵、三氯乙酸等从溶液中沉淀出来。

3. 酶的分子量很大,如尿酶的分子量可达483,000,因此酶具有胶体性质,不能从半透膜中透析出来。

4. 从提纯的结晶酶的化学成分,也可证明它是蛋白质,例如结晶状态的尿酶,其化学组成如下:

C—51.6%	N—16.0%
H—7.1%	S—1.2%
O—24.1%	

以上组成与蛋白质元素构成完全相同。

5. 酶也具有等电点,在等电点时,它的溶解度最低。不同酶的等电点如下:

酶	等电点
尿酶	5.0—5.1
木瓜蛋白酶	9.0
核糖核酸酶	8.0
过氧化氢酶	5.7

6. 加热变性,加热使蛋白质变性,也使酶失去活性。

二、酶的组成

1. 单成分酶(简单蛋白质酶),是单纯的蛋白质,如尿酶、蛋白酶,核糖核酸酶等。

2. 双成分酶(结合蛋白酶),是结合蛋白质(蛋白质 + 非蛋白质),如过氧化氢酶、细胞色素氧化酶。

构成酶的蛋白质叫酶蛋白,非蛋白质部分叫辅基。酶蛋白及辅基结合起来成为全酶。

全酶 = 酶蛋白 + 辅基

有些辅基与酶蛋白结合牢固而不容易分离,但是也有些辅基容易与酶蛋白分离。这种容易与酶蛋白分离的辅基特称之为辅酶,以表示它们的区别。

酶蛋白和辅基(或辅酶)单独存在时都没有催化作用,只有互相结合为全酶时才有活性。

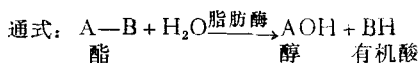
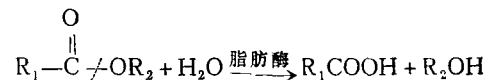
近年发现很多种酶,特别是氧化还原酶、移换酶等,都含有辅基或辅酶,辅基不易透析(结合紧),辅酶易透析。有些酶的辅基具有一种以上的组成部分。辅基或辅酶的种类很多,有些可能是简单的金属,有些是含有属于B族维生素的物质。

酶的特异性

作为催化剂,酶和一般无机催化剂的主要区别,就在于酶作用的特异性。酶对于作用物有严格的选择性,对于它所催化的反应只限于一些特定的反应,酶的这种性质称为酶的特异性。酶的作用物特称之为底物(或基质)。各种酶的特异性不同,有些酶的特异性较低,有的较高。酶的特异性,主要决定于酶与底物(作用物)二者的结构是否适合,二者结构适合,才能相互结合促进化学反应进行。现分述如下:

一、低度特异性(反应特异性)

有些酶不只引起一个化合物起反应，而是引起一大类物质起反应，使这一类物质的化学键打断，产生新的水解产物。例如脂肪酶：



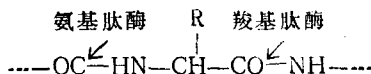
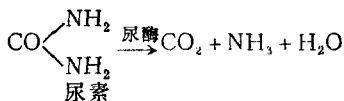
以上凡含酯键的化合物都可作用。

二、基团特异性(相对特异性)

需要底物分子上的一部分构造与酶适合，就可以起作用。如 α -葡萄糖苷酶分解 α -葡萄糖苷(麦芽糖、蔗糖)， β -葡萄糖苷酶分解 β -葡萄糖苷(苦杏仁素及纤维素)。

三、绝对特异性(底物特异性)

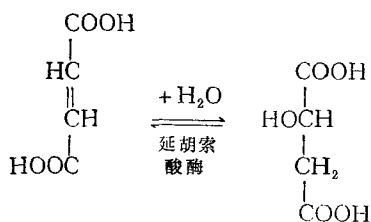
只限于一种底物，酶分子结构必须与整个底物分子结构相配合。如尿酶只分解尿素，琥珀酸脱氢酶只作用于琥珀酸，羧基肽酶只作用于多肽链游离的一COOH端，氨基肽酶只作用于多肽链游离的一NH₂端。



以上属结构特异性。

四、立体化学特异性(包括光学特异性)

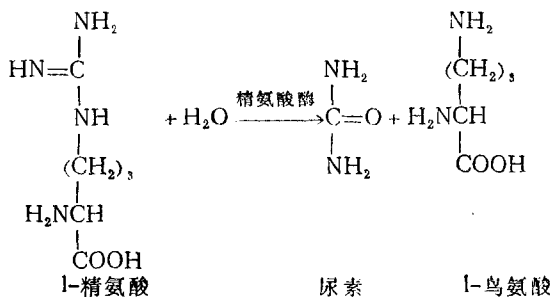
对某一异构体起作用,如延胡索酸酶催化延胡索酸(反丁烯二酸),如果换上了顺丁烯二酸就无作用。



延胡索酸

苹果酸

又如精氨酸酶只作用于L-精氨酸



L-精氨酸

尿素

L-鸟氨酸

影响酶促反应的因素

酶促反应受许多因素影响,如温度、pH、底物浓度、酶浓度、激活剂与抑制剂等等。这些因素不仅影响体外的酶反应,也影响体内的酶反应。任何因素的失常都会引起植物体内生理生化活动的失调,因此协调这些因素,对于促进和控制植物正常的生长发育是很重要的。

一、温度

在低温时，酶促反应速度很低，随着温度升高，酶的活性也随之增强，酶活性最大时的温度称为最适温度。这时单位时间内酶可以转变大量的底物。当活性达到一定高峰后，若温度再升高，活性反而下降。植物及微生物体内的酶的最适温度比动物体内的酶稍高。大多数酶的最适温度通常为45—55℃，温度接近70—80℃时，酶作用即行停止。因为一般的酶在30℃时，热对酶蛋白的破坏作用即开始，50—60℃破坏更快，70—80℃时几乎所有的酶都被破坏。酶受热被破坏而数量减少，因此它所催化的反应速度也就降低。

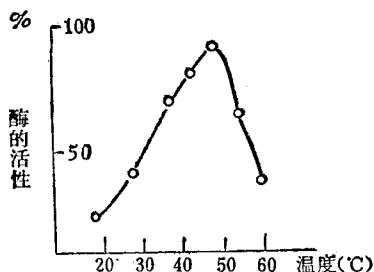


图 1-1 小麦胚脱氢酶与温度的关系

80℃时，酶作用即行停止。因为一般的酶在30℃时，热对酶蛋白的破坏作用即开始，50—60℃破坏更快，70—80℃时几乎所有的酶都被破坏。酶受热被破坏而数量减少，因此它所催化的反应速度也就降低。

二、酸碱度(pH)

酶的活性随 pH 而改变，一种酶只在一定的 pH 范围内活性最强，在此范围以外，无论稍酸或稍碱，酶的活性都逐渐下降，因此酶活性与 pH 关系的曲线通常为钟形。酶活性最高时的 pH 环境称为酶反应的最适 pH。

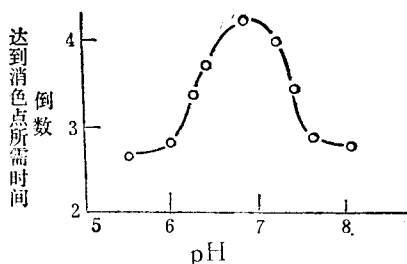


图 1-2 pH对淀粉酶活性的影响

酸碱度影响反应的机制很复杂，主要是由于 pH 对酶本身及对于底物的影响，过酸或过碱环境都会破坏酶的活性。

三、底物的浓度

酶促反应的速度随底物浓度的增加而加大，在一定的浓度以上，酶反应速度即停止增加。例如，蔗糖被一定量的蔗糖酶水解时，若蔗糖浓度不超过 5%，增加蔗糖浓度可以增加水解速度，当蔗糖浓度由 5% 逐渐加至 13% 时，水解速度就没有改变。

增加底物浓度之所以加速酶反应速度，是由于底物与酶结合的机会增加了，但是底物浓度达到一定程度后，酶与底物结合及分解的速度已达到最大速度，因而再增加底物浓度就不能再加速反应的进行。

四、酶的浓度

当底物保持一定浓度时，酶反应的速度与酶的浓度成正比。但是，如果酶制品内含有抑制物时，则失去正常的比例关系。

五、酶的抑制剂

某些物质可以抑制酶的活性，称为酶的抑制剂，酶活性的抑制，主要是酶蛋白变性或者酶的活性基团发生改变引起的，酶的抑制剂有多种多样：

无机的抑制剂有： Ag^+ 、 Hg^{2+} 、 Cu^{2+} 、 CO 、 H_2S 、 HCN 等。

有机的抑制剂有：植物碱、染料、碘乙酸等。

某些物质在生物体内引起中毒现象往往是其中的酶或酶系被损害，如氰化物的巨大毒性是与它们同细胞色素氧化酶

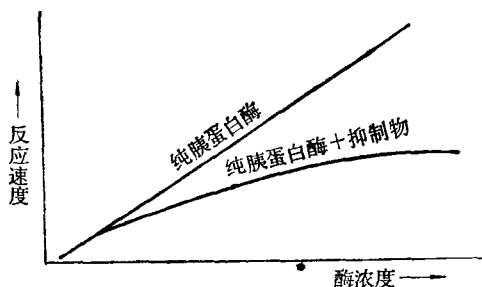
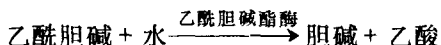


图 1-3 酶浓度与酶活性的关系

的金属活性基的结合有关，如铁卟啉化合物与氰化物结合表示如下：



杀虫剂和消毒，防腐剂的应用也和它们对昆虫和微生物的酶抑制有关，如有机磷杀虫剂1605、1059等有高效杀虫能力，就是由于能抑制昆虫神经组织中乙酰胆碱酯酶的活性。乙酰胆碱酯酶是一种水解酶，能催化乙酰胆碱水解为胆碱和乙酸：



乙酰胆碱在昆虫的神经组织中，起传导神经冲动的作用。乙酰胆碱在动物体内的正常合成和分解，能保证神经的正常冲动和生理代谢的正常进行，当有机磷杀虫剂与乙酰胆碱酯酶结合，则使乙酰胆碱酯酶活性受到抑制，降低或丧失了分解乙酰胆碱的能力，于是神经组织中的乙酰胆碱累积起来，造成神经系统的过度刺激，中枢神经发生紊乱而死亡。

还有一种竞争性抑制剂，当底物及与其构造相似的物质同时存在时，它们在酶分子相同部位上竞争与酶结合，因而抑制酶对于底物的活性，这种现象称为竞争性抑制，例如丙二酸和戊二酸在构造上和丁二酸(琥珀酸)相似，所以它们都能抑制琥珀酸脱氢酶的活性。

六、酶的激活剂

凡能提高酶活性的物质，称为激活剂，酶的激活剂大致可分三类：

无机阳离子：如 Na^+ 、 K^+ 、 NH_4^+ 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Cu^{2+} 、 Mn^{2+} 、 Fe^{2+} 及 Al^{3+} 等。

无机阴离子：如 Cl^- 、 Br^- 、 I^- 、 S^{2-} 、 SO_4^{2-} 等等。

有机分子：如半胱氨酸、谷胱甘肽、维生素 B_1 、 B_2 、 B_6 的磷酸酯等。

酶的催化理论

从化学的基本知识中，我们知道，温度或作用物(底物)浓度的增加，就能增加反应速度，原因是由于分子间的碰撞频率增加了，但不是所有碰撞分子都能起化学反应的，只有那些分子因碰撞而获得一定能量的分子，称为“活化分子”才能起化学反应。所以，一个化学反应，需要达到一定的能量水平(能阈)，才能引起反应。为了引起反应需具有的最低限量的能量，我们称它为“活化能”，以 E_a 表示。为了减少反应物的活化能，降低反应的能阈，从能量的观点研究，可以通过加入催化剂的办法来完成。催化剂的实质，就是它能借迂回的方式来引起反应的进行，即通过一些对活化能需要量比原反应少得多的中间反应来达到，以减少进行该反应所需

的活化能。例如： $AB \longrightarrow A + B$

当有催化剂K时： $AB + K \longrightarrow ABK$

$ABK \longrightarrow BK + A$

$BK \longrightarrow B + K$

这些中间反应所需要的活化能远比无催化剂参加时的反应所需的活化能要少得多，它们进行的速度极快，因而总反应 $AB \longrightarrow A + B$ 的速度也就大大增加了。

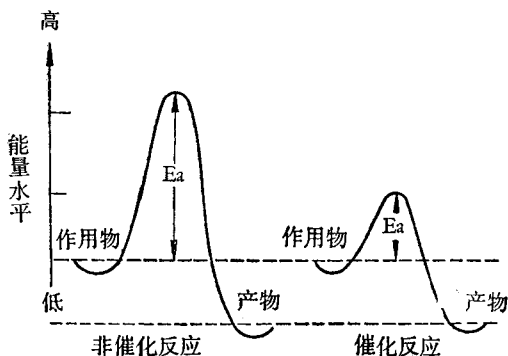


图 1-4 非催化反应与催化反应中活化能的图解

以上讨论的是一般催化剂的机制，关于酶作用的机制，近代提出了“中间产物学说”，也叫酶与底物复合体学说，已得到广泛的承认。

按照这个学说，在酶分子的表面上有许多“活性中心”，在活性中心上，酶与底物可以结合，形成中间产物或者是酶与底物复合体，然后中间产物再分解成反应的最后产物，并放出原来的酶，中间产物学说可以表示如下：



按照这个学说，酶必须与底物先行结合，然后才能引起反应，因此底物的构造必须与酶互相吻合，如果不能与酶结