

H. 厄皮克 著



高等植物的呼吸作用

科学出版社

高等植物的呼吸作用

H. 厄皮克 著

殷宏章 王学臣 译

祝宗岭 校

科 学 出 版 社

1984

内 容 简 介

本书对高等植物的呼吸作用作了较全面的论述,其中包括植物呼吸的基本生物化学,如呼吸的底物、碳水化合物的降解、线粒体的代谢、脂类及蛋白质的氧化、末端氧化等;呼吸的生理功能——从细胞生长和发育时期直到种子、幼苗及果实的呼吸等;以及某些生态问题,如厌氧生活——发酵及光呼吸等;此外还简述了呼吸的速率及数量计算等。

本书为英国《生物学研究》丛书之一。

本书可供植物生理学、生物学和农业科学等方面的教学和科研人员参考。

H. Öpik

THE RESPIRATION OF HIGHER PLANTS

Edward Arnold, 1980

高等植物的呼吸作用

H. 厄皮克 著

殷宏章 王学臣 译

祝宗岭 校

责任编辑 梁淑文

科学出版社出版

北京 朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1984 年 10 月第 一 版 开本: 787 × 1092 1/32

1984 年 10 月第一次印刷 印张: 2 1/2

印数: 0001—6,550 字数: 52,000

统一书号: 13031 · 2720

本社书号: 3744 · 13—6

定价: 0.42 元

总 序

由于已不再可能用一本教科书来包括生物学的整个领域,同时还要跟得上形势,生物学院主办了这套丛书,以使教员和学生能学习到主要的发展。“生物学学习”这套丛书受到热情欢迎,这证明它们提供了生物学课题的权威性看法。

这套书的特点有:注意技术方法、为进一步阅读选列书目,以及尽可能对实验工作提出建议。

读者的评论将深受学院的教育官员的欢迎。

生物学院 1980 年

Institute of Biology

41 Queen's Gate

London SW 75 HU

序 言

呼吸作用是一种生命过程，它供给所有的活细胞以生物学家为方便起见称为的“能量”去维持生命功能，呼吸代谢在生物化学、生理学、细胞生物学的许多教科书中都占有大量篇幅。但是，专门讲高等植物呼吸作用的教科书很少，近年来没有出版过。也许这个欠缺来自于如下想法，即呼吸作用在所有的细胞中基本上是一样的。但是，尽管基础的呼吸过程在整个生物界是相同的，而植物确是表现有生物化学的特征，例如：具有多种末端氧化酶，及一个光激活的光呼吸作用（后者有经济意义，因为它影响植物的生产力）。呼吸代谢的变化是植物发育生理的一个组成部分，而且关于植物呼吸的研究还很活跃。所以在这本书里总结一下高等植物呼吸作用知识的当前水平似乎是适当的，虽然有些问题，例如盐呼吸，由于篇幅的限制而必须删除，我还是企图作一个全面的论述，包括植物呼吸的基本生物化学，它的生理功能及某些生态问题。我还希望在第二章所附加的数量计算会对学生和教员在处理呼吸速率的定量数值中有所帮助。

H. 厄皮克 1980

（殷宏章 译）

• • •

目 录

总序.....	i
序言.....	v
第一章 高等植物的呼吸系统.....	1
1.1 引言:呼吸作用的定义	1
1.2 呼吸的底物	3
1.3 碳水化合物的降解:糖酵解及戊糖磷酸途径	4
1.4 Krebs 循环;线粒体的代谢	11
1.5 脂类及蛋白质的氧化	15
1.6 末端氧化	16
1.7 ATP 产量;呼吸速率的控制	21
第二章 呼吸的速率.....	24
2.1 测定方法	24
2.2 表示呼吸速率的单位	25
2.3 某些外在因素对呼吸速率的效应	27
2.4 植物呼吸速率的数值	32
2.5 附录:计算;气体浓度单位	34
第三章 呼吸与生理活动.....	37
3.1 呼吸的意义	37
3.2 细胞生长和发育时期的呼吸	39
3.3 种子及幼苗的呼吸	42
3.4 果实的呼吸:呼吸高峰	47
3.5 佛焰花序的产热呼吸	48
第四章 无氧生活.....	51
4.1 没有氧气的呼吸:发酵	51
4.2 发酵的开始及巴斯德(Pasteur)效应	53

4.3 对无氧生活的耐性	55
第五章 光呼吸.....	62
5.1 光呼吸的检查与测量	62
5.2 光呼吸的生物化学	65
5.3 光呼吸的功能意义	69
参考文献.....	72

第一章 高等植物的呼吸系统

1.1 引言：呼吸作用的定义

呼吸作用是活细胞中有机底物通过某些代谢途径的氧化,这个过程在所有活跃(非休眠)的活细胞中不断地进行着。如果利用分子氧,则呼吸是需氧的,但是细胞也能进行无氧呼吸或者没有氧参与的发酵作用。在需氧呼吸情况下,底物的碳被氧化为 CO_2 而 O_2 被还原为水:



在无氧呼吸的情况下,可能放出一些 CO_2 ,但底物的大部分碳仍然是有机形式:



氧化作用是靠一部分底物氧化(例如,成为 CO_2)而同时消耗其余部分来达到的,后者变成高度还原(有机最后产物)。对大部分的植物组织来说,需氧呼吸是常规的,但是有些组织确是经常发酵,其它组织由于缺乏 O_2 而有时发酵。

氧化作用是一个放能过程,就是说,它进行时还释放自由能。上述的需氧呼吸总方程式和燃烧方程式相同,但是在燃烧时底物分子与 O_2 反应迅速激烈,能量以热的形式释放,而在呼吸作用中,氧化作用则分为许多小的步骤进行并避免了猛烈的热释放。有些氧化步骤是偶联到一种吸能反应(这种反应进行时有自由能吸入):从 ADP(腺苷二磷酸)和无机磷酸合成 ATP(腺苷三磷酸)。ATP 的水解又能被偶联起来去推动细胞的吸能过程,但要讨论偶联进行的方式则是超出这本

书的范围了。ATP是如此普遍地参与细胞内的反应，以致它常常被称为生物的能量载体，甚至称为“细胞能”、“代谢能”。它的第二个和第三个磷酸基之间的化学键，在呼吸时形成而在利用ATP时分开，是所谓的高能磷酸键。呼吸作用被描述为活细胞的能量产生过程。更正确地说，在呼吸作用中并没有能量的产生，而只是能量的转化或转换，从存在于底物分子中的潜能到ATP分子中的潜能；ATP也并不是带有任何特殊形式的“代谢能”，它的末端磷酸键也并不结合着过多的能量。ATP是一个不稳定的、容易被水解的化合物，它的末端磷酸键的水解释放出一个方便数量的自由能，比许多其它的细胞水解作用显著地多一些，但又不像另一些那么多。远在演化的某个时期这个化合物就被选择来把它的水解偶联到生活系统中的需能过程。从严格的物理化学观点来说，像“呼吸能量的产生”和“高能磷酸键”的名词是不准确的。但是它们已经成为生物学家很常用的语言，而且形成一个表达生物学概念的方便的速写法。无论如何，不管用什么名词，呼吸作用的基本功能是供给生活细胞的能量需要。

然而呼吸作用确是有第二个同等重要的功能。许多不完全氧化的中间产物可以参与其它反应从而被导入别的途径而永不被完全氧化。并且在氧化反应中从底物移出的当量的氢，可以用在还原性的合成中，而不是与分子 O_2 起反应。呼吸作用的这个功能是不应忽视的。

这本教科书是关于高等植物的呼吸作用。在生物化学水平上，呼吸的许多反应在所有的生物体中是相同的。因此这本书将不企图对呼吸的生物化学作详细叙述，虽然将评论那些生化途径。重点将放在：为在植物细胞中活跃的这些途径提供证据，植物特有的反应（例如：光呼吸）和讨论呼吸在各种植物生理过程中的功能。在下面的几节里将要讨论需氧呼

吸，无氧呼吸将为第四章的主题。呼吸作用的生物化学和与其关联的细胞结构的较详细叙述，可以在某些其它“生物学学习”中找到：Bryant 著《呼吸作用的生物学》，第 28 册，和 Tribe 和 Whittaker 著《叶绿体及线粒体》，第 31 册。

1.2 呼吸的底物

在活细胞中最丰富的三类有机化合物——碳水化合物、蛋白质和脂类——都可以被细胞的酶类所氧化；因此就值得提问哪一类为植物呼吸提供底物。推断一种组织中呼吸底物性质的经典方法是测定呼吸商，RQ，它的定义是如下比值：

$$RQ = \frac{\text{释放的 CO}_2 \text{ 的克分子数}}{\text{用掉的 O}_2 \text{ 的克分子数}} = \frac{\text{释放的 CO}_2 \text{ 的体积}}{\text{用掉的 O}_2 \text{ 的体积}}$$

对碳水化合物的氧化，其 RQ 正好为 1.0。脂类比碳水化合物更高度还原，即在它们的分子中 H 对 O 的比例较大，按比例需要更多的 O₂；因而脂类呼吸的 RQ 比 1 小，为 0.7—0.8，视分子的种类而定。植物蛋白质完全氧化到 CO₂、氨和水，其 RQ 很接近 1，但是在植物细胞中更普遍的是不完全氧化，氮被保留在酰胺中，主要是谷氨酰胺和天冬酰胺，这样则 RQ 为 0.75—0.8。蛋白质氧化与碳水化合物和脂类降解之间的混淆，可以通过检查氨与酰胺的产生来排除。当用有机酸作为呼吸底物时，或者当发酵作用（只放出 CO₂ 而不吸收 O₂）与需氧呼吸作用同时存在时，RQ 要高过 1。

因为在技术上容易测定，RQ 在许多工作中被用来作为呼吸底物的一个指标。但是许多不与呼吸直接关联的细胞反应能产生或消耗 O₂ 或 CO₂，即使在黑暗中工作排除光合以后。脂类转化为碳水化合物时需用 O₂；在脱羧反应中产生 CO₂，在所谓的暗固定过程中吸收 CO₂。在表现景天科酸代谢的肉质植物这种极端情况下，所有呼吸的 CO₂ 可能在夜间固定在有机

酸中, RQ 便降到零。硝酸同化到有机型式时, 与 O_2 竞争呼吸所产生的氢当量, 而导致 O_2 吸收的降低及 RQ 的升高。由于这些复杂情况, 曾经提出用 GEQ (气体交换商) 代替 RQ 这个名词, 只是单独测定气体交换不可能知道有哪些反应在影响它, 特别是当这个数值偏离 1 的时候。

许多成熟、健康、营养好的植物组织的 RQ 很接近 1.0, 这表示用碳水化合物为底物。由于与 RQ 高于 1 和低于 1 的过程并存而致 RQ 经常是 1, 看来不太可能, 而且从其它测量得到充分证据支持在成熟组织中是用碳水化合物作为底物。分析重复的组织样品中在一段时期内碳水化合物的消失与 CO_2 的释放, 曾证明 CO_2 释放与碳水化合物的消失有定量关系。也曾观测到用糖来饲喂植物组织使呼吸速率增加。

曾经提出过这样的学说, 与蛋白质正常周转相联系的蛋白质降解提供主要底物, 且是 CO_2 的来源, 而碳水化合物以当量的数量降解是为蛋白质的再合成提供有机碳, 这个再合成会重新利用蛋白质氮而消除氨或酰胺的累积。这个学说没有得到同位素实验的支持。给植物材料饲喂有放射性的糖则结果产生有放射性的 CO_2 , 证明这个气体是来自糖而不是来自没有标记的内源蛋白质。把烟草 (*Nicotiana*) 叶子先饥饿去掉它们本身的底物, 然后再浮到有放射性的糖溶液上, 则它产生的 CO_2 的比放射活性与所加的糖的比放射活性一样; 因此没有迹象表示甚至一部分 CO_2 是来自蛋白质。但是, 在种子的贮藏组织中, 脂类或蛋白质可以在萌发时作为呼吸的底物, 而且用饥饿可以诱导蛋白质呼吸。

1.3 碳水化合物的降解: 糖酵解及戊糖磷酸途径

葡萄糖一般看作是碳水化合物呼吸的直接底物。但是, 碳

水化合物的最普遍贮存形式是淀粉（高分子量葡萄糖聚合体的混合物），或者是蔗糖（每分子含有一个葡萄糖基和一个果糖基的双糖）；在某些单子叶植物和菊科植物中则是以菊粉（一种果糖聚合物）形式贮藏。碳水化合物主要是以蔗糖形式运输。因此，在利用贮藏的或运转的碳水化合物时首先一步是把它水解为单糖单位。蔗糖是被转化酶水解为葡萄糖和果糖。淀粉可以通过简单的水解降解，淀粉酶与麦芽糖酶依次起作用，形成葡萄糖为最后产物。但是在磷酸化酶的作用下，淀粉进行磷酸解（与磷酸起反应）而产生葡萄糖-1-磷酸。磷酸解在能量上较为有利，因为葡萄糖只能以葡萄糖磷酸的形式进入氧化途径，相信在大多数组织中磷酸解是正常情况，但在贮藏组织中，淀粉酶水解则进行很快。

许多种糖供给植物时都可被呼吸掉。几种单糖是葡萄糖氧化中的中间产物，因此可以在适当的地方饲入这个途径中去，而且含有相同数目碳的糖容易通过异构酶相互转化。因此自然界存在的任何种糖大约都可以被氧化。

碳水化合物的呼吸氧化有两条途径可用：糖酵解及戊糖磷酸途径。糖酵解，也称为 EMP（Embden-Meyerhof-Parnas）途径，能使葡萄糖分解到丙酮酸基。（注：“丙酮酸基”是丙酮酸的阴离子，丙酮酸在细胞质中近乎中性的 pH 下大部分是解离的。与它的行为相似的其它有机酸也用它们的阴离子名来称谓。但是在化学式中将给出整个的酸分子。）

图 1-1 为糖酵解略图。葡萄糖先被己糖激酶靠消耗 ATP 而磷酸化，产生葡萄糖-6-磷酸；如果葡萄糖-1-磷酸可以从淀粉降解得到时，它只需要异构化，ATP 便可省去。葡萄糖磷酸异构酶产生果糖-6-磷酸，当这个糖被磷酸果糖激酶磷酸化为果糖-1, 6-双磷酸时，再用一个分子 ATP。醛缩酶的分解作用产生两种丙糖（三碳糖）磷酸的混合物，甘油醛-3-磷酸与二羟

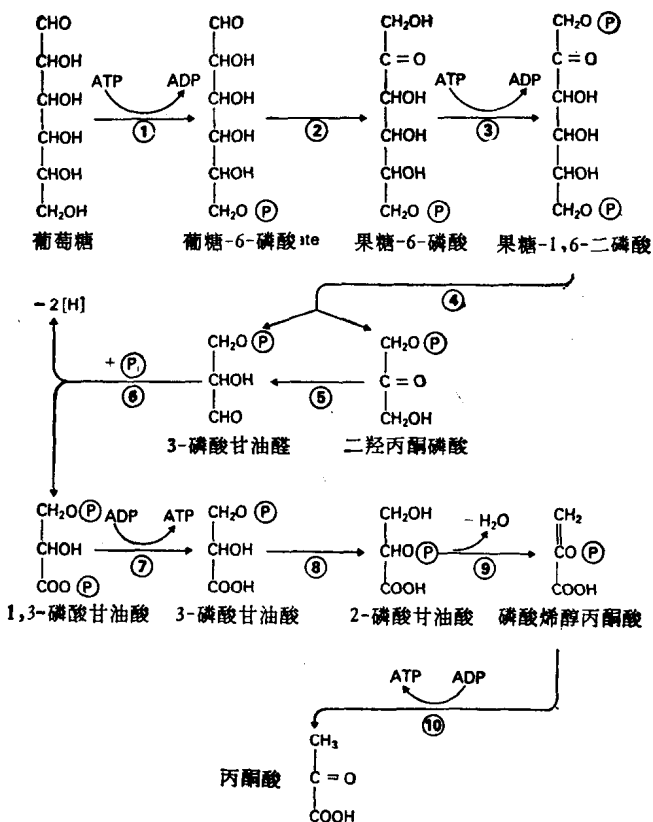


图 1-1 糖酵解略图；② = 磷酸根；⑤ = 无机磷酸。所参与的酶如下：

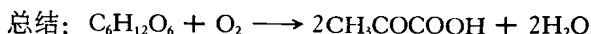
- ① 己糖激酶；② 葡萄糖磷酸异构酶；③ 6-磷酸果糖激酶；④ 果糖双磷酸醛缩酶；⑤ 丙糖磷酸异构酶；⑥ 甘油醛磷酸脱氢酶；⑦ 磷酸甘油酸激酶；⑧ 磷酸甘油酸变位酶；⑨ 烯醇化酶；⑩ 丙酮酸激酶。

丙酮酸，但是一种异构酶使后者转化为甘油醛-3-磷酸，这个化合物然后进行糖酵解的唯一的氧化反应。移去两个H原子而还原辅酶 NAD (烟酰胺腺嘌呤二核苷酸)；催化这个步骤的酶是甘油醛磷酸脱氢酶(丙糖磷酸脱氢酶)。在这个反应

中还同时加进一个磷酸基,于是形式 1, 3-双磷酸甘油酸。磷酸甘油酸激酶把这个底物转化为 3-磷酸甘油酸并同时合成 ATP; 这个从底物转移一个磷酸基到 ADP 形成 ATP 的过程被称为底物水平的磷酸化作用。经过一些分子内的重新排列产生了磷酸烯醇丙酮酸, 它再被磷酸烯醇丙酮酸激酶脱去磷酸, 偶联着另一个底物水平磷酸化而产生丙酮酸。我们记得一个分子的葡萄糖产生两个分子丙糖, 因而两个分子的所有中间产物, 还有那个 H 当量 (以还原型 NAD 携带) 将在有氧情况下靠耗 O_2 而氧化, 则可对糖酵解作出一个收支表:



丙酮酸



可以看到葡萄糖的完全氧化还远没有达到, 而且没有 CO_2 的释放。

糖酵解的酶类曾经在许多植物组织中分离出来过; 中间产物有时也曾被提取出来, 但是这些物质通常浓度很低, 不一定能检测到。外界供给的中间产物能被代谢, 使呼吸速率升高, 并且当用放射性标记的葡萄糖饲喂植物组织时, 提取的中间产物的标记状态是与它们在发酵反应中的产生一致的。植物的呼吸作用被糖酵解的抑制剂所抑制, 虽然抑制并不完全。鉴于有另一条途径(见后)存在, 不会有 100% 的抑制; 事实上从放射性标记技术证明, 施用糖酵解抑制剂确能将呼吸推到第二个途径去。尽管任何一个来源的资料不是决定性的(例如: 在提取液中一种酶的存在不能证明它在活体内有活力)但考虑到从各种类型的实验和多种的植物组织得来的大量资料, 可以把糖酵解看作是高等植物中一个主要而普遍存在

的呼吸途径。

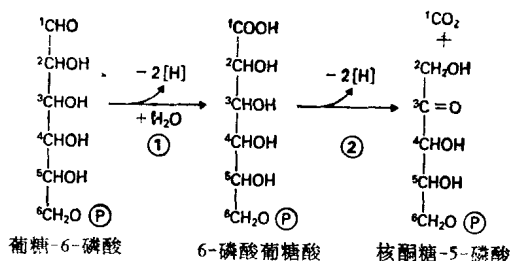
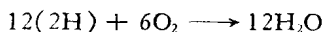
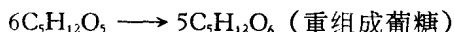


图 1-2 ppp 的最初反应;葡萄糖的碳原子按常规标号;②磷酸基。反应①是由葡萄糖-6-磷酸脱氢酶催化,②是由 6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶催化。

但是,葡萄糖在细胞中氧化还存在一个第二条途径,即(氧化的)戊糖磷酸途径或称 ppp。第一步反应仍然是葡萄糖被己糖激酶磷酸化形成葡萄糖-6-磷酸。以后跟着两个氧化反应(图 1-2),第一个氧化到 6-磷酸葡萄糖酸,而后一个是氧化脱羧作用,葡萄糖上的第一个碳原子以 CO_2 形成分离下来。留下来的是戊糖(5-碳糖),核酮糖-5-磷酸。这些步骤用的酶类是葡萄糖-6-磷酸脱氢酶和 6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶;接受 H 当量的辅酶是 NADP(烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸)。在这以后 ppp 不再有氧化或脱羧,其余的反应是一系列的分子重新安排,而使核酮糖磷酸分子再组成葡萄糖-6-磷酸分子。ppp 可用下面一系列方程式来总结;在图 1-2 所示的两个最初反应包括在第一个方程式中:



其总和则是葡萄糖完全氧化的常见方程式;与糖酵解相反, ppp

确是做到完全氧化。ppp 还产生戊糖参加核酸的生物合成,在最初反应中形成的 NADPH 可以用于还原性的生物合成,这些合成通常是用 NADPH 而不是 NADH。

ppp 的酶类与中间产物广泛地存在于植物组织内,但是当分析绿色组织时,把呼吸功能归于这些酶和底物时必须小心;因为 ppp 与光合作用的卡尔文循环(C₃ 循环)共同分用这些酶和步骤。抑制剂研究还不可能,尚不知道有对 ppp 专一的抑制剂。ppp 在植物细胞中起作用的最好证据来自于用放射性(¹⁴C)标记的底物饲喂实验。标记的葡萄糖、葡萄糖酸和戊糖都能被代谢成为 ppp 的中间产物,带着的标记在预期部位。Bloom 和 Stetten (1953) 发展了一个方法去检验 ppp,即用在特殊 C 原子上标记的葡萄糖饲喂,所根据的事实是,ppp 中在第一位的碳原子(C₋₁)首先作为 CO₂ 释放出来(见图 1-2),第六位上的碳原子(C₋₆)只是在戊糖的再循环把它转到 C₋₁ 的地位以后才被释放出来。在糖酵解中原来葡萄糖上的 C₋₁ 与 C₋₆,由于异构酶对两种丙糖磷酸的平衡作用,都被结合到丙酮酸的甲基上(见图 1-3)。当丙酮酸最后在三羧酸循环(第 1.4 节)中氧化时,C₋₁ 与 C₋₆ 同时被释放出来,而且是在最后。因此,我们可以测定糖酵解和 ppp 的相对贡献,只要供给植物组织的重复样品以标记在 C₋₁ 和 C₋₆ 的葡萄糖,其它条件都一样,并测定 C₋₆/C₋₁ 的比例:

$$\frac{C_{-6}}{C_{-1}} = \frac{\text{从 } C_{-6} \text{ 标记的葡萄糖放出放射性 } CO_2 \text{ 的速率}}{\text{从 } C_{-1} \text{ 标记的葡萄糖放出放射性 } CO_2 \text{ 的速率}}$$

如果只有糖酵解在进行,这个比例应当等于 1.0。如果只是 ppp 在活动,这个比例最初应等于 0,最先只有 C₋₁ 被放出,然后逐渐升高,因为中间产物被再循环。在两个途径同时进行,则 ppp 比例越大这个分数将越小。这些实验必须在一个短时间内进行,并且有外界供给的过量葡萄糖,以使再循环来的

