

5

# 作物生理讲座

呼吸作用与光合作用

(日)

戸蒔义次 山田 登 林 武主编

# 作物生理讲座

第5卷

## 呼吸作用与光合作用

〔日〕戸薙义次 山田 登 林 武主編

第5卷执笔人

|      |       |       |
|------|-------|-------|
| 松中昭一 | 稻田胜美  | 山田 登  |
| 緒方邦安 | 武田友四郎 | 村田吉男  |
| 清水 强 | 原田重雄  | 大熊规矩男 |

上海科学技术出版社

## 內 容 提 要

日本《作物生理讲座》原书共5卷,由各有关专业工作者30多人分别执笔,討論了各种主要作物特别是水稻的生理問題。第1卷論述发育生理;第2卷論述营养生理;第3卷論述水分生理;第4卷論述細胞和酶系統;第5卷論述呼吸作用与光合作用。

譯本据原书分卷,现已出齐。

本卷討論作物(以水稻为主)的呼吸作用与光合作用,共6章,内容包括:呼吸作用的意义与机制;氧化还原电势;过氧化氢酶、过氧化物酶和抗坏血酸氧化酶;水稻和园艺作物的呼吸作用;光合作用的意义和机制;水稻、麦类、茶树和烟草的光合作用。

本书可供植物生理、农、林、园艺工作者及大学生物系、农林院校师生参考。

作物生理讲座(第5卷)

呼吸·光合成

戸莉义次、山田 登、林 武主編

日本东京 朝仓书店 (1962年第1版)

作物生理讲座 第5卷

呼吸作用与光合作用

---

上海科学技术出版社出版(上海瑞金二路450号)

上海市书刊出版业营业许可证出093号

---

上海市印刷五厂印刷 新华书店上海发行所发行

---

开本850×1156 1/27 印张8 6/27 排版字数192,000

1965年7月第1版 1965年7月第1次印刷

印数1—5,000

統一书号 13119·643 定价(科六) 1.20 元

# 目 录

## 第一章 呼吸作用的意义与机制·····(松中昭一) V-1

1. 呼吸作用的意义 ····· V-1
2. 呼吸作用的机制 ····· V-3
  - (1) 由葡萄糖形成丙酮酸 ····· V-3
  - (2) 丙酮酸的氧化 ····· V-6
  - (3) 缺氧呼吸与巴斯德效应 ····· V-8
  - (4) 电子传递系统 ····· V-11
  - (5) 氧化磷酸化 ····· V-20
  - (6) 活体结构与呼吸的关系 ····· V-24
  - (7) 与其他代谢的关系 ····· V-25

## 第二章 氧化还原电势 ·····(稻田胜美) V-34

1. 前言 ····· V-34
2. 氧化还原电势的理论 ····· V-35
  - (1) 氧化与还原 ····· V-35
  - (2) 氧化还原电势 ····· V-35
3. 与pH的关系 ····· V-37
4. pH及其意义 ····· V-38
5. 氧化还原电势测定法 ····· V-39
  - (1) 利用氧化还原色素的方法 ····· V-39
  - (2) 利用电势计的测定法 ····· V-40
6. 氧化还原电势与自由能 ····· V-42
7. 对活体具有重要意义的氧化还原电势 ····· V-44
  - (1) 吡啶核酞酸的氧化还原电势 ····· V-44
  - (2) 黄素核酞酸的氧化还原电势 ····· V-45
  - (3) 细胞色素系统的氧化还原电势 ····· V-46
  - (4) 其他氧化还原系统 ····· V-47
8. 关于作物中氧化还原电势的研究 ····· V-48

## 第三章 过氧化氢酶、过氧化物酶和抗坏血酸氧化酶·····(稻田胜美) V-54

1. 过氧化氢酶 ····· V-54

|                  |      |
|------------------|------|
| 2. 过氧化物酶 .....   | V-57 |
| 3. 抗坏血酸氧化酶 ..... | V-62 |

#### 第四章 各种作物的呼吸作用 ..... V-68

|                                  |             |
|----------------------------------|-------------|
| I. 水稻的呼吸作用 .....                 | (山田 登) V-68 |
| 1. 根的呼吸与养分吸收的关系 .....            | V-70        |
| 2. 细胞色素氧化酶在根的呼吸和无机成分吸收中的作用 ..... | V-75        |
| 3. 根的部位与呼吸 .....                 | V-76        |
| 4. 根的老嫩与呼吸 .....                 | V-79        |
| 5. 外界条件对根呼吸的影响 .....             | V-81        |
| (1) 温度 .....                     | V-81        |
| (2) 氧分压 .....                    | V-81        |
| (3) 硫化氢 .....                    | V-83        |
| (4) 有机酸 .....                    | V-85        |
| (5) 土壤的还原及排水的良否 .....            | V-86        |
| 6. 地上部分对根呼吸的影响 .....             | V-89        |
| 7. 根的氧化能力和还原能力 .....             | V-91        |
| (1) 四唑(TTC)还原能力 .....            | V-91        |
| (2) $\alpha$ -萘胺的氧化 .....        | V-92        |
| (3) 二价铁的氧化 .....                 | V-93        |
| (4) 七叶灵(osculin)的氧化 .....        | V-96        |
| II. 园艺作物的呼吸作用 .....              | (緒方邦安) V-97 |
| 1. 园艺作物的种类、品种与呼吸作用 .....         | V-98        |
| 2. 园艺作物不同部位呼吸的差异 .....           | V-99        |
| 3. 果实的生长和后熟与呼吸作用 .....           | V-100       |
| 4. 根茎菜类的肥大和休眠与呼吸作用 .....         | V-104       |
| 5. 园艺作物的呼吸与贮藏因素 .....            | V-105       |
| (1) 温度与呼吸作用 .....                | V-106       |
| (2) 湿度与呼吸作用 .....                | V-109       |
| (3) 氧和二氧化碳浓度与呼吸作用 .....          | V-110       |
| 6. 园艺作物的呼吸与生长调节物质 .....          | V-112       |
| 7. 园艺作物的抑制与呼吸 .....              | V-113       |
| 8. 放射线照射对园艺作物呼吸的影响 .....         | V-116       |

#### 第五章 光合作用的意义与机制 ..... (武田友四郎) V-119

|                                                 |       |
|-------------------------------------------------|-------|
| 1. 光合作用的意义 .....                                | V-119 |
| 2. 光合作用的机制 .....                                | V-120 |
| (1) 明反应和暗反应 .....                               | V-121 |
| (2) 同化色素及其作用 .....                              | V-122 |
| (3) Hill反应的意义 .....                             | V-125 |
| (4) $\text{CO}_2$ 的转化过程 .....                   | V-126 |
| (5) 有关光合机制的 Arnon 的学说<br>——光在光合作用中所起的作用—— ..... | V-127 |

## 第六章 各种作物的光合作用 ..... V-133

### I. 水稻的光合作用 ..... V-133

#### 1. 水稻叶的光合作用 ..... (村田吉男) V-133

- (1) 光的强度和水稻叶的光合作用 ..... V-133
- (2) 温度与水稻的光合作用 ..... V-138
- (3) 二氧化碳浓度与水稻叶的光合作用 ..... V-141
- (4) 施肥条件与水稻叶的光合作用 ..... V-143

#### 2. 田间水稻群体的光合作用 ..... (村田吉男) V-148

- (1) 水稻群体光合作用的日变化 ..... V-149
- (2) 群体光合能力的变化及其构成 ..... V-156
- (3) 群体光合能力在不同栽培条件下的变化 ..... V-159

#### 3. 从光合作用来看水稻的干物质生产 ..... (武田友四郎) V-162

- (1) 水稻群落的干物质生产 ..... V-164
- (2) 光合构成因素与干物质生产 ..... V-167
- (3) 干物质产量的通式 ..... V-180
- (4) 小结——实际栽培上的几个问题 ..... V-182

### II. 麦类的光合作用 ..... (清水 强) V-192

### III. 其他作物的光合作用 ..... V-199

#### 1. 茶树 ..... (原田重雄) V-199

- (1) 幼龄茶树的光合作用 ..... V-199
- (2) 成龄茶园的光合作用 ..... V-202
- (3) 日照强度与茶树栽培 ..... V-206

#### 2. 烟草 ..... (大熊规矩男) V-208

## 索 引 ..... V-213

# 呼吸作用的意义与机制

## 1. 呼吸作用的意义

在表面上,呼吸作用曾被理解为活体吸收空气中或水中的氧而发生二氧化碳的现象,而光合作用则为吸收二氧化碳而发生氧的现象,因此,在气体代谢上,光合作用被视为与呼吸作用相对的现象。光合作用作为固定二氧化碳而形成有机物的反应,其生理意义容易理解,但呼吸作用的生理意义则是难以理解的。此后,有人发现了呼吸作用与伴随着光和热的发生的物质燃烧同样也是某种氧化现象,从此以来,其生理意义有了明确的概念。活体维持并发展其生命力不可缺少各种能量,这些能量可能是来自呼吸作用的。在研究的初期,呼吸旺盛部位的热的发生受到重视,但自从活体内高能磷酸键开始被发现以来,呼吸现象作为活体能量的来源有了重要的具体意义。

过去,一般认为氧和二氧化碳在呼吸过程中的作用与这些物质在常见的有机物如木材、纸张和木炭等的燃烧过程中的作用相等,即产生下列反应:



或



但根据有关呼吸的生物化学研究的进展,我们已知所发生的  $CO_2$  中的氧并不是来自空气<sup>①</sup>,而是本来存在于呼吸基质中的;另一方面,

① 最近有人发现了利用  $O_2$  的 O 原子直接形成氧化产物的酶系统,叫做加氧酶(oxygenase)。例如儿茶酚为加氧酶的一种焦儿茶酸酶所氧化时,其产物顺式粘康酸所含的 2 个 O 原子都是直接来自  $O_2$  的。

所吸收的  $O_2$  主要与呼吸基质的有机物中的氢原子结合为水。也就是说，与其说是发生  $CO_2$  的反应，倒不如说是呼吸基质中的氢原子与空气中的氧结合为水的反应具有更本质的意义。

另一方面，作为呼吸的定义，不仅限于  $O_2$  的吸收和  $CO_2$  的发生，近年来有赋予更为广泛的内容的趋势。据《岩波生物学辞典》，呼吸的定义更广一些，即“呼吸是供应活体以能量（或活体获得能量）的氧化还原反应”。按照这个定义，没有分子态氧参加的反应也能称为呼吸。在这种情况下，前面讲过的呼吸叫做**有氧呼吸**。

与有氧呼吸相对的呼吸叫做**发酵**或**缺氧呼吸**。发酵是一种氧化还原反应，而通过这种反应向活体供应能量，因此是适于上述定义的。但后面将要讲到，这种呼吸所消耗的单位呼吸基质所发生的能量比有氧呼吸所发生的这种能量少得多。

这样，呼吸可分为有氧呼吸和发酵两大类，但根据最近的研究，微生物之中也有取这两者中间的类型。这就是利用  $NO_3^-$  或  $SO_4^{--}$  离子来代替  $O_2$  时的情况。利用这两种离子的呼吸分别叫做**硝酸呼吸**和**硫酸呼吸**，这两种呼吸分别产生  $NO_3^- \rightarrow NH_3$  或  $N_2$ ， $SO_4^{--} \rightarrow H_2S$  反应，这两种反应与有氧呼吸中的  $O_2 \rightarrow H_2O$  反应相对应。换句话说，进行硝酸呼吸时以  $NO_3^-$ ，进行硫酸呼吸时则以  $SO_4^{--}$  作为来自呼吸基质的氢或电子的接受体。

上述各种呼吸类型在进化论上的发展过程是很有兴趣的，详细请参阅萨波日尼科夫(Сапожников)学说的介绍<sup>26)</sup>等。总之，按照氧化还原电势低的顺序排列如下：发酵、硫酸呼吸、硝酸呼吸、有氧呼吸。既然获得能量的效率也按照这个顺序排列，进化的过程也可能是按照这个顺序排列的。特别是某些人认为在进化的某一阶段有氧呼吸飞跃式的发展是由于植物进行光合作用而发生  $O_2$  的结果，这种地学的观点是很有兴趣的。关于外源呼吸的各种问题（例如水稻等的输导系统）后面另加叙述，这里只讨论内源呼吸以及进一步深入的生物化学上的各种问题。

上述各种呼吸类型虽然各有特点，但也有共同的性质。这里将概括地讨论其中最发达的类型（即机制最复杂的类型）——**有氧呼吸**，以代表呼吸作用的全貌。



## 2. 呼吸作用的机制

### (1) 由葡萄糖形成丙酮酸<sup>7)</sup>

大多数的作物,以碳水化合物作为呼吸来源。由于水解酶的作用,由淀粉及其他多糖类形成的单糖类或由于光合作用而形成的单糖类便是呼吸作用的起点。这里首先讨论由葡萄糖形成丙酮酸的代谢过程。这种代谢系统叫做**糖酵解系统**,也有时把发现者 3 人的姓名的头一个字母连在一起,叫做 **EMP** (Embden、Meyerhof 和 Parnas) 途径。这种途径的概要如图 1 所示。在反应的各个阶段起作用的酶如表 1 所示。表中包括进行试验时对糖酵解系统起作用的各种抑制剂。概括地说,葡萄糖的两端与磷酸形成酯键之后,从中央断裂为两个部分,各个部分由于去氢(氧化)或脱水而形成丙酮酸。

在这整个反应过程中,从能量的收支来看,在磷酸甘油醛去氢酶的阶段则形成 DPNH,在磷酸甘油酸激酶和丙酮酸磷酸激酶的各阶段则形成 ATP,反之,在己糖激酶和磷酸己糖激酶的各阶段则消耗 ATP。前二者对葡萄糖 1 分子各形成 2 个 ATP,一共形成 4 个 ATP,而后二者消耗 2 个 ATP,结果在由葡萄糖形成丙酮酸的整个过程中有 2 个 ATP 新生。从图 1 可以看出,以淀粉为起点时,不需要经过消耗 ATP 的己糖激酶阶段,因此到形成丙酮酸为止,在整个反应过程中形成 3 个 ATP。

这种形成丙酮酸的机制是以葡萄糖为基质的有氧呼吸和缺氧呼吸(乳酸发酵和乙醇发酵)共同的途径。在缺氧条件下,在磷酸甘油醛去氢酶的阶段形成的 DPNH 被消耗于从丙酮酸形成乳酸或从来自丙酮酸的乙醛形成烯醇的某一种还原反应。

这种 EMP 途径的研究是以酵母发酵现象的研究为线索而发展起来的,便是从微生物到高等植物和高等动物各种生物的基本代谢途径。这种代谢途径的效率虽然因生物种类的不同而稍有差异,但在生物的进化过程中,现有生物的存在可能是由于这种途径的高效率(滑度)所致。同时,这与高等植物的光合产物葡萄糖的存在有表里的关系,惊人的是,在这一

注 简写: ATP 为三磷酸腺苷; ADP 为二磷酸腺苷; DPN 为二磷酸吡啶核武酸(辅酶 I); DPNH 为辅酶 I 的还原型; TPN 为三磷酸吡啶核武酸(辅酶 II); TPNH 为辅酶 II 的还原型; CoA 为辅酶 A; Cyt. 为细胞色素。

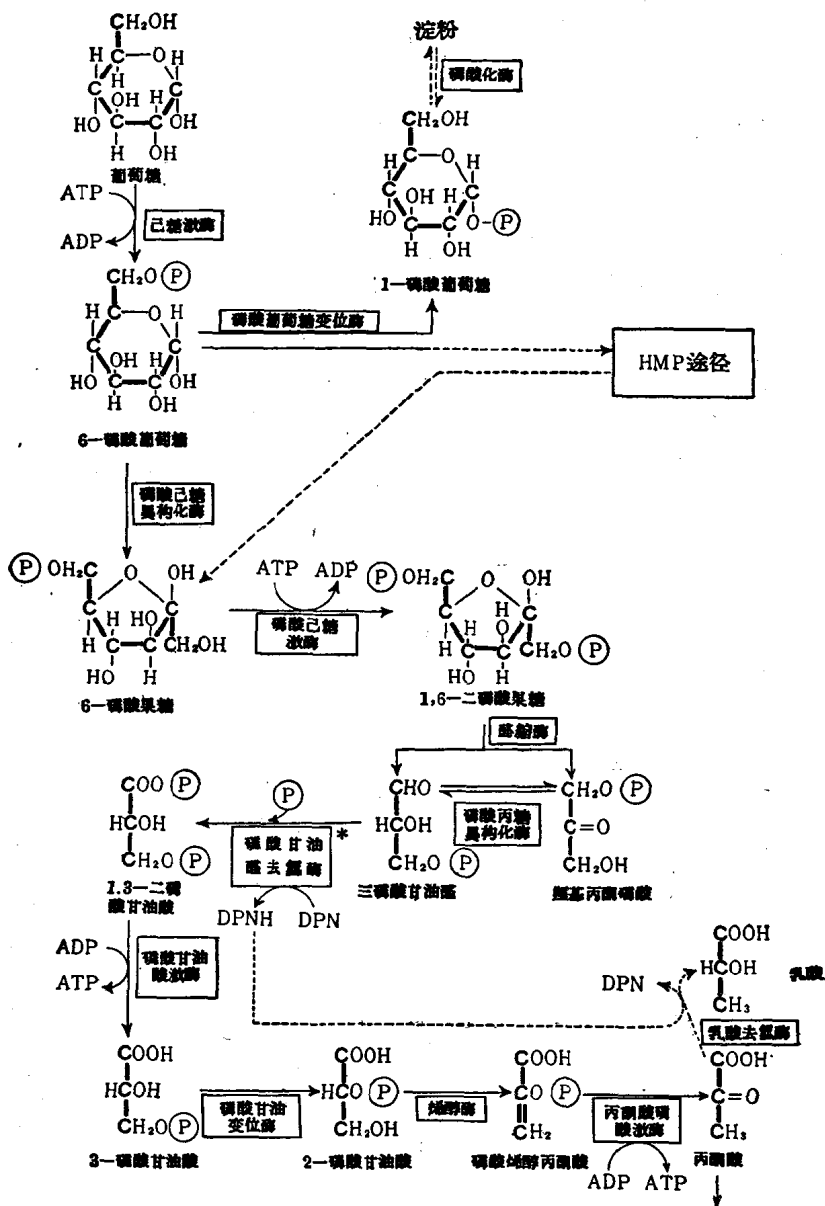


图1 由葡萄糖形成丙酮酸的代谢途径(EMP途径)

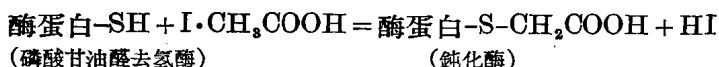
表 1 經 EMP 途径的糖酵解系統各种酶

| 酶 种 类       | 輔 助 因 素                          | 含有这种酶的植物 | 抑 制 剂                             |
|-------------|----------------------------------|----------|-----------------------------------|
| 己 糖 激 酶     | Mg <sup>++</sup><br>ATP          | 豆 类      | 1-磷酸山梨糖                           |
| 磷酸己糖异构化酶    | —                                | 豆 类      |                                   |
| 磷 酸 己 糖 激 酶 | Mg <sup>++</sup><br>ATP          | 菠 菜      | 一碘醋酸                              |
| 醛 缩 酶       |                                  |          | 重金属<br>焦磷酸                        |
| 磷酸丙糖异构化酶    |                                  |          |                                   |
| 磷酸甘油醛去氢酶    | DPN                              | 菠菜、大麦、豆类 | 一碘醋酸<br>对氯汞基苯酸盐<br>重金属            |
| 磷酸甘油酸激酶     | Mg <sup>++</sup>                 |          |                                   |
| 磷酸甘油 变位 酶   | 2,3-二磷酸甘油酸                       |          |                                   |
| 烯 醇 酶       | Mg <sup>++</sup>                 | 烟 草      | NaF                               |
| 丙酮酸磷酸激酶     | K <sup>+</sup> 、Mg <sup>++</sup> | 豆 类      | Na <sup>+</sup> 、Ca <sup>++</sup> |

点几乎所有的生物都有相同的情况。

另一方面,作为葡萄糖的代謝途径,除 EMP 途径以外,还有另一种途径,只是后者的研究历史較浅一些。这种途径从磷酸己糖分出支路,因此叫做一磷酸己糖途径(支路),簡称为 **HMP 途径**(Hexose Monophosphate Pathway), 又叫做 Warburg-Dickens 途径。HMP 作为形成芳香族化合物的途径以及在光合作用中形成碳水化合物的途径具有重要意义,詳細后面另加叙述 [本节第(7)項 b]。作为实际問題,这里将討論 EMP 和 HMP 以何种比率起作用。

这里将討論的糖酵解系統的抑制剂,可举出一碘醋酸。一碘醋酸在磷酸甘油醛去氢酶的阶段,对这种具有代表性的 SH 酶,由于下列反应而引起抑制作用。



但这里应注意的是,一碘醋酸对其他 SH 酶也可能起抑制作用,因此专一性是很少的。〔这里讲的 SH 酶系指使氢硫基(-SH) 活化的酶而言,一碘醋酸和对氯汞基苯酸盐(*p*-CMB)是这种酶的具有代表性的抑制剂。防治稻瘟病时所使用的苯醋酸汞也对这种 SH 酶起作用。許多試驗例說明,加-SH化合物如还原型谷胱甘肽和半胱氨酸等时可恢复上述抑制剂

## 2. 呼吸作用的机制]

[V-5]

的抑制作用。]

## (2) 丙酮酸的氧化<sup>7)</sup>

经过上述途径而形成的丙酮酸,此后发生何种变化呢?在缺氧条件即发酵条件下,则转变为乳酸或乙醇。实际上,把稻谷放在培养皿上发芽时,如果淹水深,则发生乙醇的气味。

另一方面,在这里将讨论的有氧条件下,丙酮酸由于完全氧化而转变为  $\text{CO}_2$  和  $\text{H}_2\text{O}$ 。其途径如图 2 所示。在这个途径各个阶段起作用的酶如表 2 所示。脂肪酸的氧化如图 11 所示。最后形成乙酰 CoA, 这种反应也与图 2 左侧上方合流。

表 2 三羧酸循环中的各种酶

| 酶 种 类             | 辅 助 因 素                                             | 含有这种酶的植物          | 抑 制 剂                                 |
|-------------------|-----------------------------------------------------|-------------------|---------------------------------------|
| 缩 合 酶             |                                                     | 马铃薯块茎             |                                       |
| 乌 头 酸 酶           | $\text{Fe}^{++}$                                    | 菠菜叶、甘蓝、马铃薯        | 反乌头酸<br>氟代柠檬酸<br>$\alpha\alpha'$ -联吡啶 |
| 异柠檬酸去氢酶           | TPN                                                 | 小麦胚芽、菠菜叶          |                                       |
| 草酰琥珀酸去羧酶          | $\text{Mn}^{++}$ 、 $\text{Mg}^{++}$                 | 欧芹根               | 二苯氯肿                                  |
| $\alpha$ -酮戊二酸去氢酶 | DPN、TPP*、<br>$\text{Mg}^{++}$ 、硫辛酸                  | 菠菜叶、燕麦            | 亚砷酸、 $\text{NH}_2\text{OH}$           |
| 琥珀酸辅酶 A 去酰酶       | $\text{ADP} + \text{PO}_4^{--}$<br>$\text{Mg}^{++}$ |                   | $\text{NH}_2\text{OH}$                |
| 琥 珀 酸 去 氢 酶       |                                                     |                   | 丙二酸<br>碘醋酸乙酯                          |
| 延 胡 索 酸 酶         |                                                     | 大麦根、小麦胚芽、<br>水稻幼苗 |                                       |
| 苹 果 酸 去 氢 酶       | DPN                                                 | 小麦胚芽、欧芹根、<br>菠菜   |                                       |

\* TPP 为焦磷酸硫胺素(thiamine pyrophosphate)。

丙酮酸以 DPN、辅酶 A (CoA)、焦磷酸硫胺素等为辅助因素,由于去氢、去羧而转变为  $\text{C}_2$  化合物(乙酰辅酶 A), 这种化合物与已有的  $\text{C}_4$  化合物缩合为  $\text{C}_6$  化合物,  $\text{C}_6$  化合物由于去羧每次去掉一个 C, 再次变回  $\text{C}_4$  化合物, 去氢、加水后再次获得  $\text{C}_2$ , 经过  $\text{C}_6 \rightarrow \text{C}_5 \rightarrow \text{C}_4$  进行循环。这种循环叫做三羧酸循环(TCA 循环)或柠檬酸循环,有时也叫做 Krebs 循环。

这种循环而在外观上较复杂的反应系统是在呼吸作用中发生  $\text{CO}_2$  的主要机制。这种途径的意义在于相继产生的去氢反应(DPNH 的形成), 乃借电子传递系统的作用而产生能量。关于电子传递系统和能量的产生, 将在后面详述。

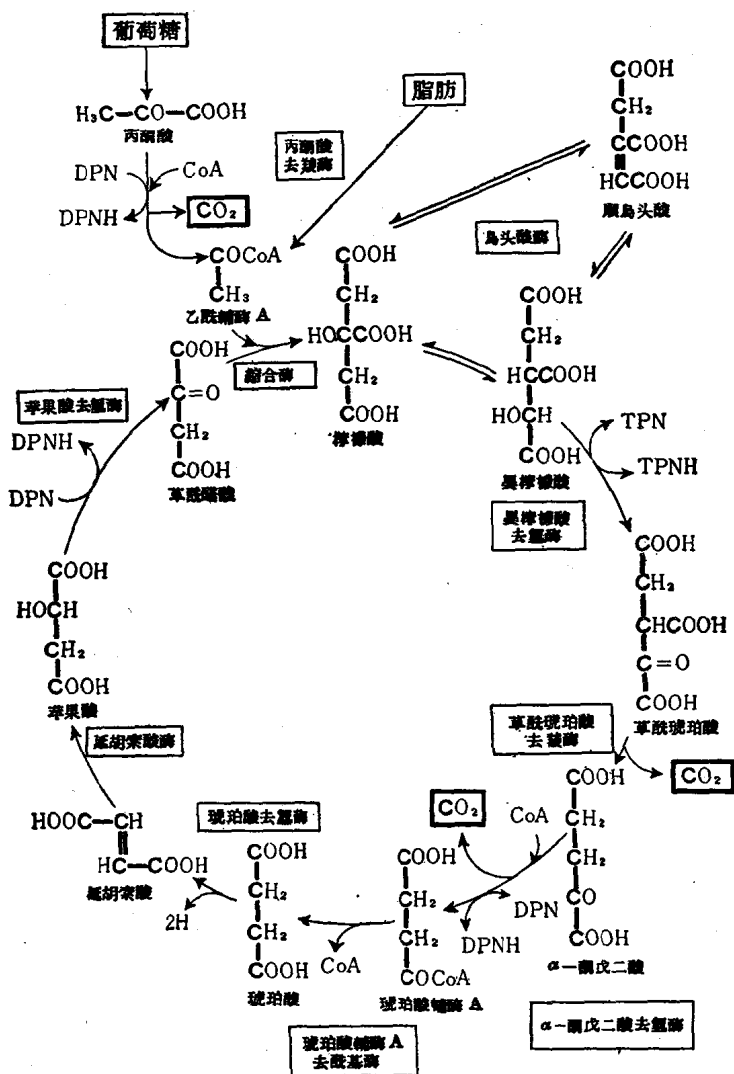


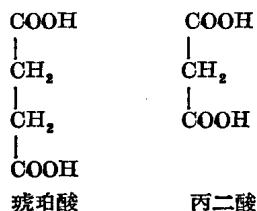
图2 经三羧酸(TCA)循环的丙酮酸的氧化(各个反应都有逆反应,但在本图中从略)(图1也同样)

这种途径的更重要的作用是各种氨基酸的形成。在三羧酸循环中有丙酮酸、草酰醋酸和  $\alpha$ -酮戊二酸等  $\alpha$ -酮酸的形成, 这些酮酸由于  $\text{NH}_4^+$  的加入或其他氨基酸的  $\text{NH}_2$  向酮酸的转移而形成新的氨基酸, 这种情况后面当另加叙述[本节第(7)项C]。

## 2. 呼吸作用的机制

[V-7]

不論是 EMP 途径或三羧酸循环，都必须了解这些系统在细胞内的存在部位。关于这些系统在细胞内的配置的研究结果说明，EMP 途径大致存在于细胞内可溶性部位，另一方面三羧酸循环固定于以线粒体为首的颗粒结构而与能量获得机构有关。作为三羧酸循环专一的抑制剂，有结构与构成酸相似的某些酸起着竞争抑制作用。反乌头酸就是其中之一，



这种酸在顺-反同素异形体之间起着竞争抑制。即反乌头酸对乌头酸酶的亲和力较强，但这种反式的酸只能结合而不能进行反应，因此这种循环的运转则停止。更闻名的是琥珀酸与丙二酸之间的竞争抑制。

这些抑制剂从作用机制来看，其专一性较高，但由于都是多元酸，对细胞壁的透性小，从而对活体的呼吸往往不能起着抑制剂的作用，一般地说，游离酸的透性较大，因此反应的 pH 降低即可增加抑制值。以丙二酸为抑制剂进行试验时，一般保持 pH 4.0~5.0 左右，而且抑制剂的浓度也保持  $1 \times 10^{-2} \sim 1 \times 10^{-1}$  克分子左右的高浓度。某些植物使丙二酸氧化，另一方面呼吸速度的律速阶段在琥珀酸去氢酶以外的阶段时，丙二酸不影响呼吸。细胞水平以下例如线粒体内的琥珀酸氧化，尽管 pH 为中性，丙二酸也能表现充分的抑制。

### (3) 缺氧呼吸与巴斯德效应<sup>29)</sup>

很早以前，Pasteur 用酵母作试验而发现了下列事实：

(a) 酵母在缺氧条件下较有氧条件下消耗更多的糖而形成更多的乙醇。

(b) 酵母的繁殖速度在缺氧条件下较有氧条件下小得多。

这种现象在动物组织如肌肉等中表现下列形式，即缺氧条件变换为有氧条件时，乳酸形成量和糖分解量都有所减少。

这样，“抑制供氧时的糖分解和缺氧条件下的产物累积的效应”叫做巴斯德效应(Pasteur effect)。这种现象不仅在酵母，在植物体内也可以看到，也就是说，在活体内糖酵解系统和三羧酸(TCA)循环起着相互调节作用，即从缺氧呼吸转变为有氧呼吸时，由于氧化磷酸化作用从 1 分子的葡萄糖而形成的 ATP 量大大增加，于是，产生这种效应而抑制糖的分

解以防糖的消耗<sup>①</sup>。

实际上,可能是糖酵解系统的某种酶活性受到氧的抑制,从而糖消耗量有所减少。但关于  $O_2$  所抑制的部位有不同的看法:有的认为  $O_2$  抑制糖酵解系统的 SH 酶;有的认为由于在氧化磷酸化作用中引起无机磷的消耗,糖酵解系统不可缺少的无机磷有所缺乏;有的认为糖酵解系统由于  $O_2$  抑制着对于磷酸果糖加上一个磷酸的磷酸己糖激酶,从这种酶的前一个阶段的 6-磷酸葡萄糖进入 HMP 途径等等。最近,Turner 等<sup>10)</sup>指出,用豌豆所作的试验结果说明,巴斯德效应中  $O_2$  起作用的部位可能是 SH 酶的一种磷酸甘油醛去氢酶的阶段。萌发初期的绿豆子叶在  $25^{\circ}C$  下置放于黑暗处 17 小时,其物质代谢的收支如表 3 所示。

表 3 有氧、缺氧条件下物质代谢的差异

| 发生变化的物质种类  | 量的增(+)减(-)(每片子叶微克分子) |              |
|------------|----------------------|--------------|
|            | 有 氧(空气)              | 缺 氧( $N_2$ ) |
| 淀粉(作为己糖)   | -10.0                | -10.0        |
| 蔗糖(作为己糖)   | + 7.39               | + 1.65       |
| 葡萄糖        | + 0.37               | - 0.03       |
| 乙醇         | + 0.11               | + 4.54       |
| 乳酸         | - 0.03               | + 2.37       |
| $CO_2$ 的发生 | +21.8                | +14.8        |
| $O_2$ 的吸收  | -25.0                | —            |

从上表可以看出:

(a) 淀粉消失量在有氧、缺氧两种条件下没有差异,但在有氧条件下,蔗糖和葡萄糖仍有相当多量残留。这说明,由于  $O_2$  的存在,碳水化合物的分解受到抑制。

(b) 在缺氧条件下,有相当量的乙醇和乳酸的累积,但在  $O_2$  的存在下,实际上这二者完全没有累积。这说明,  $O_2$  抑制缺氧条件下产物的累积。

根据上述定义,这种组织则具有巴斯德效应。罹病植物往往呼吸作用

① 作为三羧酸 (TCA) 循环的支路之一,有乙醛酸支路。这种支路是异柠檬酸由于异柠檬酸酶的作用分解为乙醛酸和琥珀酸,这种乙醛酸与乙酰辅酶 A 缩合而形成苹果酸(借苹果酸合成酶的作用),此后进入三羧酸循环的本路。

异常加强,在这种情况下,多为失去上述调节机能,则巴斯德效应消失。

考察巴斯德效应的有无,最简便的方法是利用 Warburg 检压计测定气体代谢。应注意的是,这种方法只在满足下列条件时才能得出正确的值,即“测定材料不进行呼吸和乙醇发酵以外的任何气体交换,而且不能进行有氧发酵(在  $O_2$  的存在下完全不能形成乙醇)”。用 Warburg 检压计测定气体代谢时,通常使用下列符号:

$Q_{O_2}$ :每毫克試品(干重)每小时吸收的  $O_2$  (微升)

$Q_{CO_2}$ :每毫克試品(干重)每小时发生的  $CO_2$  (微升)

再把气相的种类如空气、 $N_2$  (氮)等記在右侧上方,即  $Q_{CO_2}^{N_2}$ 、 $Q_{O_2}^{空气}$  等。

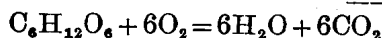
$Q_{CO_2}^{N_2}$  表示氮气中的  $Q_{CO_2}$ ,

$Q_{CO_2}^{空气}$  表示空气中的  $Q_{CO_2}$ ,

在植物生理学上,有下列关系时,則具有巴斯德效应。

$$Q_{CO_2}^{N_2} / Q_{CO_2}^{空气} > \frac{1}{3}$$

从下列二式可以看出



上述比值为  $\leq \frac{1}{3}$  时,在  $O_2$  的存在下不能节约葡萄糖的消耗,也就是說,不表现巴斯德效应。

这里

$$Q_{CO_2}^{空气} = Q_{O_2}^{空气} \text{ 时}$$

成立下列关系:

$$Q_{CO_2}^{N_2} / Q_{CO_2}^{空气} > \frac{1}{3}$$

也就是說,在某种情况下,  $Q_{CO_2}^{空气}$  为  $Q_{CO_2}^{N_2}$  的 3 倍以下时可能具有巴斯德效应。但前面已讲过,有乳酸的形成时,这种简便法是无效的。从表 3 可以看出,植物体内也有相当量的乳酸形成,因此,严格地说,判断巴斯德效应的有无必须依靠化学分析。

其次讲述与巴斯德效应相反的情况。如把植物逐渐转移到氧分压小的条件下,作为一般的现象則二氧化碳发生量对氧吸收速度的比值即  $Q_{CO_2} / Q_{O_2}$  的比值增大,这种比叫做呼吸商(respiratory quotient,簡称为 RQ)。RQ 值的变化具有 2 种不同的意义,其中之一是呼吸基质发生变化时的情况(碳水化合物和脂肪完全氧化时的 RQ 值各为 1.0 和 0.70),另一种是乙醇发酵等与完全氧化的比率发生变化时的情况。这里讲的 RQ 值的增加系指后者而言。即氧分压降低时,可能是由于乙醇发酵等的加



强,  $\text{CO}_2$  的发生占优势, 从而 RQ 值增加。氧完全消失后当然只剩下发酵, 这种状态又叫做缺氧呼吸(anaerobic respiration)。

此外, 加  $\text{CN}^-$  或  $\text{NaN}_3$  等时, 由于这些物质抑制末端氧化酶——细胞色素氧化酶, RQ 值也有所上升。这是因为虽在有氧条件下, 但由于抑制剂的作用而引起缺氧条件, 有氧呼吸的一部分转换为发酵(缺氧呼吸)。

根据著者的试验,  $1 \times 10^{-8}$  克分子  $\text{NaN}_3$  (pH 6.0) 对水稻幼苗呼吸商(RQ)的影响如图 3 所示。

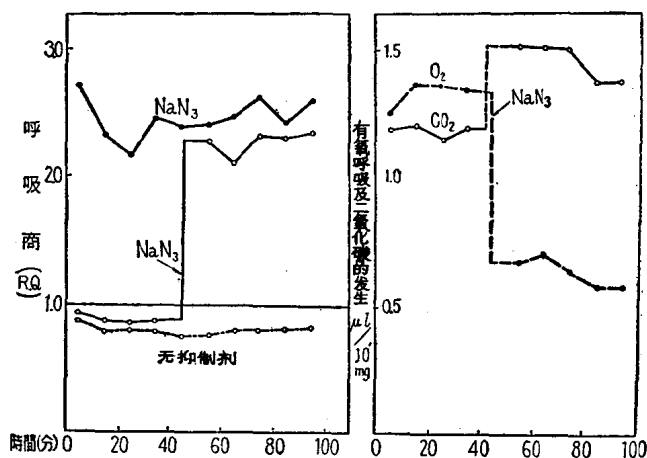


图 3  $\text{NaN}_3$  对水稻幼苗呼吸商 (RQ) 的影响(原图)

不加  $\text{NaN}_3$  时, RQ 为 0.8 左右, 加  $\text{NaN}_3$  时, RQ 上升到 2.4 左右。在中途加  $\text{NaN}_3$  时(右图), 从加  $\text{NaN}_3$  以后  $\text{O}_2$  的吸收量剧减, 但  $\text{CO}_2$  的发生量却有所增加, 结果引起 RQ 显著的上升。

#### (4) 电子传递系统

关于碳水化合物的变化, 在有关著作中论述较详, 但关于呼吸作用中产生能量的主要部分即电子传递系统却论述简略, 因此, 这里作较详细的讨论。

呼吸作用中的电子传递系统是, 由于去氢酶的作用从呼吸基质如各种有机酸、糖磷酸酯和醇等游离出来的  $\text{H}^+$  和电子, 经过各种传递体而达到氧的系统, 具体的例子如下图所示。