

# 目 录

引言 .....	( 1 )
1 代谢反应法则 .....	( 7 )
1.1 化学平衡和“稳定状态” .....	( 7 )
1.2 酶和辅酶 .....	( 10 )
1.3 化学能当量和能量偶联 .....	( 20 )
1.4 细胞代谢中的电子传递 .....	( 23 )
2 植物自养 .....	( 27 )
2.1 光合作用 .....	( 27 )
2.1.1 光合作用色素 .....	( 33 )
2.1.1.1 色素的分离 .....	( 35 )
2.1.1.2 色素结构与光的吸收 .....	( 40 )
2.1.1.3 叶绿素 .....	( 40 )
2.1.1.4 藻蓝蛋白和藻红蛋白 .....	( 50 )
2.1.1.5 类胡萝卜素 .....	( 56 )
2.1.2 光合作用的结构基础 .....	( 63 )
2.1.2.1 类囊体与色素的定位 .....	( 66 )
2.1.2.2 类囊体结构的模型 .....	( 77 )
2.1.3 关于光合植物的研究 .....	( 81 )
2.1.3.1 二氧化碳 .....	( 81 )
2.1.3.2 水 .....	( 82 )
2.1.3.3 光 .....	( 82 )
2.1.3.4 温度 .....	( 85 )
2.1.3.5 不同分光的效率 .....	( 88 )
2.1.3.6 辅色素的作用 .....	( 92 )
2.1.4 光化学反应系统 .....	( 93 )
2.1.4.1 原初过程的实验分析 .....	( 100 )
2.1.4.2 原子和分子的辐射吸收 .....	( 101 )

2.1.4.3	叶绿素的光化学.....	(135)
2.1.4.4	两种光反应的连接.....	(138)
2.1.4.5	光合磷酸化.....	(129)
2.1.4.6	光合作用的量子需要量.....	(135)
2.1.5	不释放氧的光合作用.....	(136)
2.1.5.1	细菌的光合作用.....	(136)
2.1.5.2	绿藻的光还原作用.....	(144)
2.1.6	CO <sub>2</sub> 向碳水化合物的转化.....	(147)
2.1.6.1	用放射性碳研究CO <sub>2</sub> 还原.....	(148)
2.1.6.2	CO <sub>2</sub> 还原的机理.....	(151)
2.1.6.3	CO <sub>2</sub> 固定的其它机理.....	(161)
2.1.6.4	叶绿体与细胞质之间的代谢传递.....	(165)
2.1.6.5	光呼吸.....	(166)
2.1.6.6	光合作用与农业生产.....	(168)
2.1.6.7	与CO <sub>2</sub> 还原有关的其它化合物的合成.....	(171)
2.1.7	同化物质的运输.....	(198)
2.2	化能合成.....	(201)
2.2.1	生物体与基质.....	(201)
2.2.1.1	硫-氧化细菌.....	(201)
2.2.1.2	硝化细菌.....	(202)
2.2.1.3	氢-氧化细菌.....	(202)
2.2.1.4	铁细菌.....	(203)
2.2.2	“能量当量”和“还原当量”的形成.....	(203)
8	生物氧化与能量产生.....	(206)
3.1	碳水化合物的需氧降解(“呼吸作用”).....	(209)
3.1.1	酵解的“燃料”及其供给.....	(212)
3.1.2	酵解的反应.....	(217)
3.1.3	酵解的平衡.....	(222)
3.1.4	丙酮酸的活化.....	(223)
3.1.5	柠檬酸循环.....	(227)
3.1.6	乙醛酸循环.....	(235)
3.1.7	作为代谢库的柠檬酸循环.....	(240)
3.1.8	末端氧化.....	(243)

3.1.9	线粒体与细胞质之间的代谢交换	(253)
3.1.10	需氧葡萄糖异化的能量平衡	(254)
3.2	碳水化合物的无氧异化 (“发酵”)	(256)
3.2.1	乙醇发酵	(257)
3.2.2	乳酸发酵	(262)
3.2.3	丁酸发酵	(265)
3.3	葡萄糖的直接氧化: 戊糖磷酸循环	(265)
3.3.1	戊糖磷酸的生成	(266)
3.3.2	己糖磷酸的再生	(268)
4	代谢中的水和离子	(273)
4.1	水	(273)
4.1.1	水的性质	(273)
4.1.1.1	水分子的结构	(274)
4.1.1.2	细胞中的水	(276)
4.1.1.3	植物细胞中的水分状态	(278)
4.1.2	水分吸收	(283)
4.1.2.1	根系的水分吸收	(284)
4.1.3	陆地植物的水分传导	(287)
4.1.4	水分运输的机理	(289)
4.1.4.1	水分的丢失	(291)
4.2	离子	(292)
4.2.1	离子的吸收	(294)
4.2.2	离子的长距离运输	(297)
4.2.3	阴离子的代谢	(298)
4.2.3.1	$\text{NO}_3^-$	(301)
4.2.3.2	$\text{SO}_4^{2-}$	(314)
4.2.3.3	$\text{PO}_4^{3-}$	(318)
4.2.4	阳离子在代谢中的作用	(319)
5	细胞成分的代谢	(321)
5.1	大分子	(322)
5.1.1	核酸	(323)
5.1.1.1	核酸的组成单位核苷酸	(324)

5.1.1.2	脱氧核糖核酸 (DNA) 的分子链	(334)
5.1.1.3	DNA的次级结构	(336)
5.1.1.4	DNA的生物合成: 复制	(341)
5.1.1.5	DNA降解酶	(345)
5.1.1.6	核糖核酸 (RNA) 的结构和性质	(346)
5.1.1.7	RNA的生物合成: 转录机理	(355)
5.1.1.8	核糖核酸的酶促降解	(363)
5.1.2	蛋白质	(365)
5.1.2.1	蛋白质的组件——氨基酸	(366)
5.1.2.2	氨基酸的生物合成	(373)
5.1.2.3	氨基酸“族”	(377)
5.1.2.4	肽和蛋白质的结构	(386)
5.1.2.5	巨肽的结构和性质	(390)
5.1.2.6	蛋白质的分类	(394)
5.1.2.7	蛋白质的生物合成	(395)
5.1.2.8	蛋白质降解及其产物的利用	(410)
6.2	脂质	(415)
5.2.1	中性脂肪	(415)
5.2.1.1	脂肪酸	(416)
5.2.1.2	脂肪酸的生物合成	(419)
5.2.1.3	脂肪的降解	(425)
5.2.1.4	脂肪酸的 $\beta$ -氧化与能量产生	(427)
5.2.1.5	脂肪酸的 $\alpha$ -氧化	(430)
5.2.2	蜡	(431)
5.2.3	甘油磷脂和植物鞘脂类	(431)
5.2.4	蜡脂	(431)
5.3	叶绿素和细胞氯高铁血红素	(432)
5.3.1	卟啉结构的建立	(433)
5.3.2	叶绿素a的生物合成	(437)
5.3.3	叶绿素b, c, d和细菌叶绿素的合成	(442)
5.3.4	含铁卟啉的生成	(443)
5.3.5	藻胆蛋白	(444)
5.4	类胡萝卜素	(445)

5.4.1	异戊烯二磷酸的生物合成 .....	(446)
5.4.2	C <sub>4</sub> o-多聚类异戊二烯链的形成 .....	(447)
5.4.2.1	八氢番茄红素向胡萝卜素的转化 .....	(449)
5.4.2.2	叶黄素 .....	(451)
<b>6</b>	<b>代谢调节</b> .....	(453)
6.1	代谢物的调节作用 .....	(454)
6.2	酶活性的变化是一种调节机理 .....	(456)
6.2.1	碳水化合物代谢 .....	(459)
6.2.2	脂肪酸生物合成 .....	(461)
6.2.3	卡尔文循环 .....	(461)
6.2.4	核苷酸生物合成 .....	(462)
6.3	酶的诱导和阻遏 .....	(462)

• • •

## 引 言

“代谢”一词意指有机体内的物质转化。有机体或有机体细胞依赖这些物质转化获得化学能量和合成自身复杂的分子。这些物质转化过程一般遵循标准概念的化学反应规律。这些转化几乎总是由生物催化剂（即“酶”）所促进的。鉴于这些转化与生活物质有着紧密的联系，因此也称之为“生物化学反应”。

绿色植物的代谢属于“自养”范畴，不同于其它大多数有机体的代谢。植物可以靠吸收光能，由二氧化碳、水和无机盐合成其代谢所需要的有机物，并且在多数情况下都释放氧。这种将可见光能转换为化学键能的原初过程，叫做“光合作用”。自养的第二种形式是“化能合成”。有些有机体可以靠氧化无机物来获得足够的能量，藉以由二氧化碳和水合成有机物。这种有机体不同于需光的“光自养”有机体，叫做“化能自养”有机体。

自养植物的代谢与其它所有不能靠自养方式制造有机物质的有机体的代谢是不一样的。大多数的细菌、真菌、动物和人，都需要外源的复杂有机化合物作为维持生命的基质。这些有机体被称为“异养”有机体，其代谢类型称为“异养”型。

因此，一切异养有机体的存在都依赖于自养有机体所生产的物质；自养有机体为异养有机体提供产生能量和进行生物合成的一切复杂的有机化合物。由于植物直接地或间接地作为其它大多数有机体的食物和能量来源，因此，光合作用

对地球上的生命具有根本性的重要意义。图 1 表示这种相互依赖的关系。生活物质中的有机化合物经历一个典型的循环式转化，并与作为反应参与物的氧、二氧化碳和水相连接。绿色植物从其周围空间摄取二氧化碳和水，通过光合作用合成有机化合物，并释放出氧；异养有机体利用这些有机的植物材料，同时消耗氧，其代谢的最终产物二氧化碳和水又返回到周围空间，于是完成这个循环。同化二氧化碳与产生二氧化碳这一平衡的任何失调，都将给地球上的生命造成严重后果。

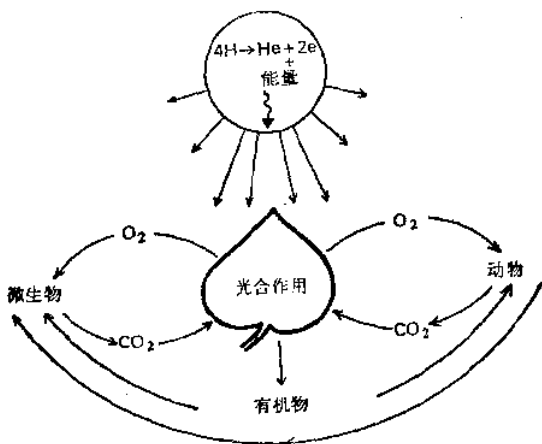
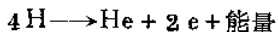


图 1 光合作用在自然界生活物质转换中的中心地位

在生活物质的范围里，不单是有机物，而且生物可利用的能量也遵循一定的途径。能量来源于辐射的太阳能。太阳能是在氢核于极高温下聚变成为氦原子时释放出来的。这种核聚变释放出电子并以射线的形式释放出较大的能量：



这种辐射经历一个复杂的转化过程，最后以光子或量

子的形式到达地球。太阳犹如一个巨型核反应堆，为地球上的生命提供能量。将这种能量转换为可代谢的有机含碳化合物的化学能，是通过光合作用实现的。这是满足绿色植物以及异养有机体（间接地）的能量需求的最根本源泉。

然而，生活物质里面的能量流是不断衰减的。高能量辐射能转化为能量低得多的有机物分子能，最后转化为热能。从生物学观点看，热能是一种基本无用的能量形式。许多化学转化过程都有以热的形式表现出来的不可避免的能量损失。因此，能量沿一个天然的下降梯度流动，它是不可逆的，必须靠太阳的能量储备不断地“补足”。

从热力学观点来看，这种能量消耗表明物质从较高的分子有序状态（state of molecular order）转变为较低的分有序状态，同时熵相应地增高。

自养有机体和异养有机体代谢之间除了这些重要的差异之外，也有共同之处，而这些共同之处常常被忽视，因为差异更为突出。首先应当提到产生能量的反应。无论是一个独立的有机体，或是高度组建的生命形式的一部分，它们的每个细胞都“燃烧”有机物，以便产生它可以利用的能量。这一复杂的异化或呼吸过程，在白养有机体和异养有机体中都是以同一方式进行的。在有氧消耗的方式下，作为“燃料”的葡萄糖通常被降解为二氧化碳和水。在这一过程中，所释放出的能量的一部分以“化学能当量”的形式被捕获（图2），从而使细胞具有做功的能力。这种生物功对维持其整合来说是至关重要的。生物功基本上有三种不同的形式：1. 化学功；2. 物质的吸收和运输（渗透功）；3. 机械功。我们在此

① 熵不单是衡量分子有序状态的尺度，而且也是衡量能量消耗的尺度。当物质变为一种非组织状态时，熵增高；建立一种较高的有序状态时，熵降低。



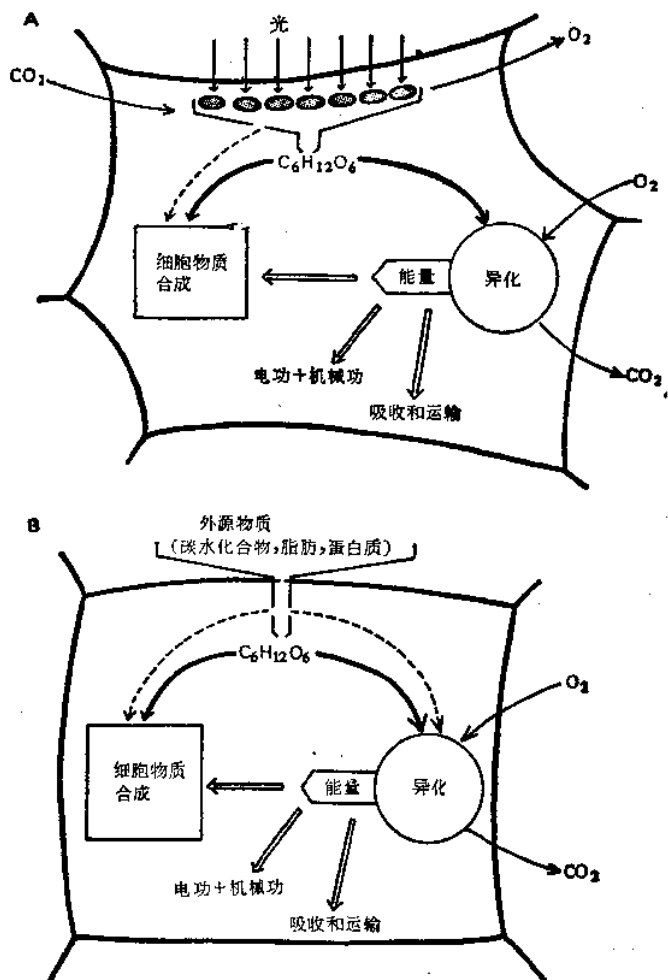


图2 自养的绿色植物细胞和异养的动物细胞在代谢上的异同(示意图)

把主要注意力放在化学功上，因为它是合成细胞物质基础的耗能过程。最为重要的细胞成分，即蛋白质、核酸、多糖和脂类等大分子成分，是靠特定酶作为媒介，由较小的分子构件所组成的。使细胞物质得以净增加的大分子合成，是正在生长的细胞和有机体的一个典型特征。

但是，在那些不再分生的和那些已完成分化的细胞中也进行生物合成，大多数成分都在不断地更新，也就是说，有一个连续的动态的转换。既然降解和合成以相等速度进行，那么其结果势必形成“动态平衡”，即细胞物质在数量上并无增加。细胞成分的这种相对稳定表明了代谢中动态因素的特殊重要性。

至于大分子细胞成分的合成和更新，我们要提及另一个重要特点。这些成分的化学结构使得它们能够贮存信息、传递信息以及表达信息。这些大分子所容纳的信息，不仅负责使一个细胞或有机体在生长和繁殖过程中保持其类型特点，而且还指导着生物活性分子，首先是酶的严谨的合成过程。这些分子的“结构蓝图”存储在每个细胞的遗传物质之中。

异化作用，即产能过程，过去是作为“运转代谢”而区别于同细胞物质合成有关的转化，即“建成代谢”。现在，这种区分已经基本过时了，因为这两个系统彼此联系是如此之密切，以致辨别不出它们的界线。在自养和异养有机体中，异化过程产生合成作用的重要前体物质，同时，合成过程又提供产生能量的物质基础。细胞成分不断地更新，这一过程涉及大多数大分子，并且需要能量供应。这也表明，同化和异化这两个截然相反的过程是密切连锁的。

自养和异养之间的共同方面还可以比喻为“细胞分工”。如果把一个代谢活跃的细胞与一间化学工厂加以比较，便会发现二者极其相似。一个细胞的各个反应场所（或

区域)就像是一座化学工厂里协同工作的各个部门一样。化学工厂和细胞都是由操纵中心保证原料供应与成品出产之间的平衡。工厂的生产线相当于同化和异化的反应途径。细胞的分工反映在特有的结构上。这些特有的结构也正如工厂中的专业化机器。如线粒体是产生能量的细胞器,是细胞的“动力站”;承载色素的叶绿体是进行光合作用的场所;蛋白质合成在核糖体上进行;调控中心,即细胞核,含有向细胞提供“结构蓝图”的遗传物质;细胞质膜担负着控制产物内流的机能;细胞质,其功能不单是作为细胞器之间的联络介质,而且它本身在细胞代谢中也是重要的反应场所。

# 1 代谢反应法则

要了解复杂的代谢过程，必须了解生物化学反应的特点。以下只是一个引言性质的讨论，不能以此代替有关有机化学和生物化学原理的学习。

## 1.1 化学平衡和“稳定状态”

了解化学平衡和能力学法则，对于了解生物化学反应是至为重要的。在反应物A和B之间，或快或慢地要达到一种状态，即不再有浓度比例的净变化。这一化学平衡状态可表示为 $K = \frac{[B]}{[A]}$ ，其中K是热力学平衡常数，方括号分别代表反应物A和反应产物B的浓度。当有几个反应物或反应产物时，K值是最终产物浓度之积除以反应物浓度之积。因此，在A + B转化为C + D的反应中，平衡常数是

$$K = \frac{[C] \times [D]}{[A] \times [B]}$$

平衡常数K与另一个量，即自由能变化( $\Delta G$ )有密切关系。 $\Delta G$ 表示在一特定化学反应中能量(卡)的得或失。当反应沿天然下降的能量梯度方向(即由较高能量水平到较低能量水平)进行时，能量被释放出来。在这样一种“放能反应”中， $\Delta G$ 带负号，因为自由能的下降在平衡中被看作作为一种损失。在这种情况下，K值较高，并且意味着A + B  $\rightleftharpoons$  C + D反应可以自发地进行并差不多能趋于完成。最后，

当达到平衡时，在反应混合物中有大量的C + D 和极少量的A + B,平衡显著地“右移”。当 $\Delta G = 0$ 时，反应系统不再释放自由能。

K值低于1.0,表示反应很少有自发进行或接近完成的趋势。这种情况下，需要输入能量以使反应逆天然的能量梯度（即由较低能量水平到较高能量水平）进行。在这样一种“吸能反应”中， $\Delta G$ 带正号，因为有能量给进这反应系统，自由能变化为正。

“ $\Delta G$ ”代表“标准状况”下的自由能变化。标准状况为：反应混合物中有1克分子/升的反应物；以1克分子的转化反应为基准值；pH为0，即 $H^+$ 浓度或“酸度”等于1；温度为25℃，1个大气压。用这些“标准量”可以计算出所有其它反应物浓度下的自由能变化“ $\Delta G$ ”。有时要测定生理pH为7.0的生物化学反应的自由能变化，这时就以“ $\Delta G'$ ”或“ $\Delta G''$ ”表示。

化学平衡法则只适用于封闭系统。封闭系统在物理化学方面的特点是与周围环境既不进行物质的也不进行能量的交换。这种系统可以达到真正热力学平衡，反应时间和反应速度都不重要。然而，一个细胞或一个有机体并不是一个封闭系统，而是一个开放系统，它与周围环境进行物质和能量的交换。以上引述的化学平衡状态，在活细胞里面是不会发生的，因为这种状态会使得细胞不能获得能量，不能进行细胞活动。只有朝向平衡方向进行的系统才有释放能量的能力。因此，在活细胞或有机体中，其状况经常是不断地接近平衡但又从不达到平衡，这样就能为细胞活动提供连续不断的能量供应。尽管化学成分的浓度似乎是不变的，但通常都并非真正热力学平衡，而是处于一种“稳定状态”，即反应起始物进入这系统的速度与最终产物出去的速度相等。其间有一系列中间反应，前一个反应的产物都成为下一个反应的底物。

图3是试图以图解的方式来说明这些关系,尽管未能作出透彻的解答。在动态稳定平衡中,各个亚系统及其成分以一盛物容器表示,所盛物体从容器出口流出,流出物以不同的符号(圆圈、三角、方块)表示。这些容器排成逐渐下行的顺序,每个都处于动态平衡,因为进入的起始物恰如出去的终产物一样多。起始物滴入最上层容器的速度与终产物流出该系统最末容器的速度相等。如果拍一个快镜照片,会得出一个假象,以为每个容器里的浓度都是不变的,但是,如果拍成电影,则会展现出动态平衡的真实情况。

第一个容器放在最高处,表示在细胞中起始物以较高内能进入这系统。逐步降解为低能量的最终产物,这相当于一个总的放能反应。从较高能量水平向较低能量水平的迁移,是以液流自然地从一个容器流到下一个较低水平的容器来表现的。反应链自发地趋向能力学平衡的方向进行,但这一平衡是从未达到的。这样一来,便不断地产生可利用的能量。当停止向最高处容器输入时,出现平衡状态。这时,其余容器迅速流空。对于细胞或有机体来说,这样的“流空”意味着产能终结而随即死亡。要避免这种灾变,必须以自养方式或异养方式制造可利用的高能物质,以便有地维持这种既定的非平衡状态。这是生活有机体的一个基本属性。细胞代谢中许多重要的反应系列都被认为是处于动态平衡的“开放”系统,例如“呼吸链”。

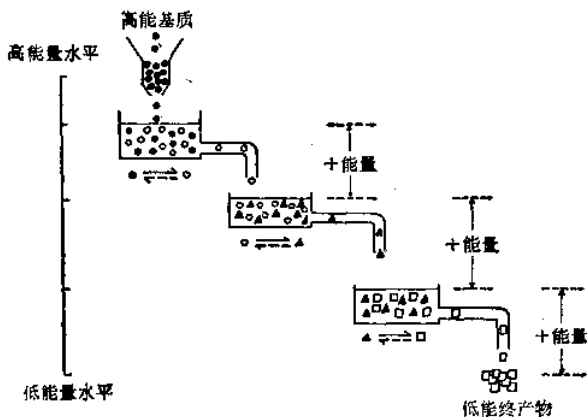


图3 生物化学反应链中“动态稳定平衡”的假设模型

然而，这种复杂的稳定状态系统并不是只包括放能反应，也可能偶联或结合以这种机理进行的吸能反应。在代谢中起重要作用的这种能量偶联，只有当放能反应的自由能下降大于吸能反应的自由能增加时，才会发生。

## 1.2 酶和辅酶

如果在实际上每一个可能进行的放能反应都能自发地而又无约束地进行到平衡状态的话，就会给地球上的生命带来毁灭性的后果。即，在这种平衡中，大多数有机化合物会极其迅速地与氧起作用而分解为 $\text{CO}_2$ 和 $\text{H}_2\text{O}$ 。然而，事实上这些化合物在生物学上视为重要的温度范围内，对氧的作用是相当稳定的或“亚稳的”。虽然这是一种自发的反应类型，就是说，这种反应有负的自由能变化，但并没有任何非平衡状态的代偿作用发生。在反应物被“活化”之前，也就是当给进一定量的能量（活化能）以提高分子内能之前，一直是处于这种状况。在化学实验室里，采用将反应混合物加热的手段可以改变这种状况；在细胞里，则靠化学“能当量”（“energy equivalent”）的调节来改变这种状况。一个反应的“能量图式”（图4）可以说明这一点。可以说活化能是

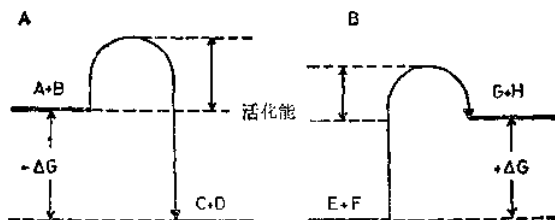


图4 放能反应(A)和吸能反应(B)的自由能变化( $\Delta G$ )  
两种情况下都必须消耗外加的活化能

将反应物提高到一个较高的能量水平，这样就可以毫不费力地克服抑制反应的障碍，使得“下坡的”或“上坡的”反应可以很快地进行到 $\Delta G$ 所决定的平衡状态。由此可见，放能反应与吸能反应都需要“输入”活化作用的能量。

靠加进催化剂的方法也可以非常显著地减低活化能。催化剂是一种用量相当少而又能促进反应的物质，但它既不在最终生成物中出现，在反应过程中它本身也不发生持久的变化。催化剂通常是与底物形成一种不稳定的中间复合体，这种复合体又很快分解，释放出反应产物。它所减少的活化能相当于降低对非催化反应建立平衡的障碍。虽然催化剂使得反应进行加快，但通常都不改变最终所达到的平衡。由反应产物本身起催化剂作用的特殊型催化被叫做自身催化。

催化原理也适用于细胞。细胞的催化剂是酶（也叫“酵素”）。它们大部分是蛋白质。一种蛋白质与一种非蛋白质“活性”基团或辅基相结合，形成一个功能单位。在活性基团是可逆地结合时，叫做辅酶，其蛋白质部分叫做脱辅基酶蛋白。

酶具有几种重要特性：1. 作用专一性。虽然底物转化可能有几种途径，但活化能降低到使反应得以进行的却只有一个。2. 底物专一性。在可以被同一个反应所转化的各种化合物中，只有一种化合物可以可逆地与酶结合从而被活化。但是，在某些情况下，这专一性只限于一个功能基团，或者一个特殊类型的化学键。这种情况下，可以称之为基团专一性。3. 要求最适温度和pH。一种酶只有在一定的pH值和一定温度范围内，才能充分发挥其催化作用。4. 激活作用。许多酶只在某些离子（如 $Mg^{2+}$ ， $Mn^{2+}$ 或 $Zn^{2+}$ ）存在的条件下，才有充分活性。5. 抑制作用。许多酶的作用往往特异地被某些物质（抑制剂）所阻抑。在某些情况下，这种“毒害”作用可以被那些能与抑制剂结合的物质所抵消。在竞争性抑制作用中，抑制剂的分子结构与底物十分近似，因而抑制剂能与酶结合，由于抑制剂不能被酶转化，所以酶的专一催化作用就被阻抑了。变构抑制作用是抑制物并不占据底物的结合部位，而只是由于它的附着使酶蛋白的构型发生改变，从而减少或阻止酶与底物的结合。此外，一种酶可以几种形式存在，这些同功酶表现非常相似的特性，并且都催化同一种反应。但它们在



分子结构上有所差异，因此可以用理化方法将它们分离开来。同功酶在调节代谢的分支反应链方面，显然起着重要作用。

根据米凯利斯 (Michaelis) 和门顿 (Menten) 的理论，最初形成的酶-底物中间复合体的浓度决定催化反应的速度，即形成复合体的底物和酶分子越多，反应速度越大。当所有的酶分子和底物分子都形成复合体时，速度最大。饱和浓度因不同的底物和酶而异。一个方便的测定饱和浓度的方法是测定“Michaelis常数” ( $K_m$ )。它相当于催化反应速度为最大速度一半时的底物浓度 (克分子/升)，并等于酶-底物复合体的解离常数；在反应混合物中，复合体结合酶和游离酶等量存在。

由于一个底物分子的附着，酶分子结构很可能有点变形，所释放出的能量显然足以使反应的活化能降低到被催化的程度。

正如化学实验室和工艺学里面的催化剂一样，酶使得放能反应和吸能反应得以达到平衡，或促进这平衡。但是，它并不影响平衡点，因为在反应中自由能变化并不受影响。催化反应和非催化反应的能量图式 (图5) 可以说明这种关系。然而，严格地说，以上所述的原则只适用于“封闭系统”。在“开放系统”中，一个以较高浓度存在的酶完全可能影响平衡点。例如，在这种情况下，通过加速底物转化使转化的速度高于前一个反应供给底物的速度，从而使后一个反应的平衡点大大右移。

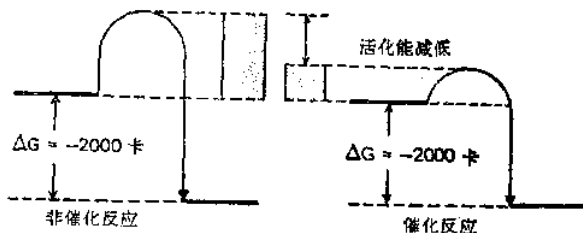


图5 在有催化剂存在时反应活化能减低的情况