

第四章

能量与代谢

4

第一节 生物体的能量

- 一、生命活动需要能量
- 二、热力学定律
- 三、细胞的能量通货——ATP

第二节 生物催化剂——酶

- 一、酶是具有催化作用的蛋白质
- 二、酶的催化作用机理
- 三、影响酶活性的因素
- 四、酶的辅助因子和辅酶

第三节 生物代谢

- 一、活细胞是一个微小的化学工业园
- 二、氧化-还原反应
- 三、其他常见的代谢反应

第四节 细胞呼吸

- 一、细胞呼吸产生能量
- 二、细胞呼吸的代谢过程
- 三、ATP 形成及统计
- 四、其他营养物质的氧化分解和代谢

第五节 光合作用

- 一、光合自养生物、叶绿体和光合膜
- 二、光的性质与叶绿素
- 三、光系统与光反应
- 四、暗反应与葡萄糖的形成

生命不息，代谢不止。代谢是发生在生物体内全部化学物质与能量的转化过程。

第一节 生物体的能量

一、生命活动需要能量

生命的活动和维持需要消耗能量 (energy)，生物本身不能创造新的能量，它只能依赖于外部能量的输入。几乎所有地球生命所需要的能量都来自太阳。例如，植物通过光合作用捕获能量，食草动物通过摄取植物获得能量，食肉动物就要依靠捕猎食草动物来生存。在整个地球生态系统中，植物直接吸收利用太阳光，将无机物转变为有机物，并将电磁波形式的太阳能转化为有机物分子化学键中的化学能。陆生或水生植物可以直接转化太阳能而获得能量，因而是**自养生物** (autotrophic organism)。自养生物还包括海洋与湖泊中生存的大量藻类生物和一些光合细菌等，它们是生态系统中的生产者。人类和其他动物直接或间接以自养生物为营养源，通过分解自养生物合成的有机质获得能量，它们是生态系统的消费者，又称为**异养生物** (heterotrophic organism) (图4-1)。绝大多数微生物也是异养生物，它们分解丧失了生命能力的动物和植物或来源于动植物的物质，或者寄生于动植物体内来获取营养和能量，被微生物分解转化的物质又成了植物的营养，所以这些微生物又称之为分解者或还原者。生态系统中能量的流动是由多样化的生命过程来完成的。

正常情况下，细胞或生物体内每时每刻都在进行着能量的转换。每一个活细胞的生命活动都需要能量来维持。生物的生长、运动、自我修复、繁殖、对外界的应



图4-1 自然界的自养生物与异养生物 植物是典型的自养生物，动物是典型的异养生物。无论是自养还是异养生物，它们的生存与生命活动都需要消耗能量。

激反应等生命活动都有赖于生物的**代谢**活动，代谢也可定义为发生在生物体内全部的化学物质和能量的转化过程。生物体将简单小分子合成复杂大分子并消耗能量的过程称为**同化作用**或合成代谢 (anabolism)；生物体将复杂化合物分解为简单小分子并放出能量的反应，称为**异化作用**或分解代谢 (catabolism)。同化作用与异化作用组成了新陈代谢的两个方面。细胞呼吸是最重要的异化作用过程，光合作用是最典型的同化作用过程。在细胞或生物体内，异化作用释放的能量常常被用来供给同化作用，这种能量的转移、转化称为能量代谢的偶联 (coupling) (图4-2)。因此，新陈代谢可以分为物质代谢与能量代谢两个方面。伴随着能量的流动，这些代谢反应基本都发生在生物膜 (如类囊体膜和线粒体膜) 上，还都需要酶的催化作用。

本章以热力学及自由能等概念为基础，重点从分子水平上来讨论细胞中主要的物质代谢途径和能量代谢过程，不但包括细胞呼吸产生能量与光合作用捕获能量两方面，还涉及酶的作用机理和ATP形成的理论等。

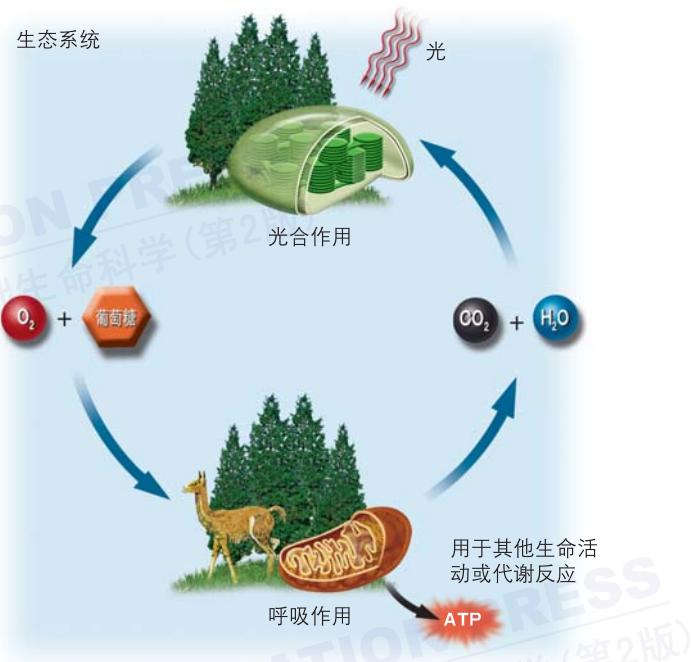


图4-2 细胞呼吸与光合作用通过物质代谢和能量代谢偶联 光合作用发生在植物细胞的叶绿体中，细胞呼吸发生在真核细胞的线粒体中。它们在能量的捕获和可利用化学能的形成中起着关键的作用。图中显示，叶绿体利用太阳能将二氧化碳与水合成为葡萄糖，光能被转化成化学能贮存在葡萄糖分子中。细胞呼吸则可以分解葡萄糖并将贮存其中的能量转化为可直接被细胞其他生命活动或代谢反应所需要的能量形式 (ATP)。

二、热力学定律

为了学习代谢过程中能量变化规律和酶的作用机理，有必要了解基本的热力学定律。为了研究能量的转换，科学家需要对能量进行测量，**热** (heat) 是一种可测量的能量形式，于是形成了**热力学** (thermodynamics)，它是研究热现象中物态转变和能量转换规律的学科。热与功是能量的两种主要表现形式。在生物系统中，一般使用千焦耳 (kJ) 为能量单位。

1. 热力学第一定律

热力学第一定律 即能量守恒定律，该定律指出，宇宙或一个孤立系统的总能量是一个常数，能量可以不断被转化和转移，但不可能被创造，也不可能被消灭。将生物及其环境看作为一个孤立系统，其能量始终是守恒的。生物体可以从环境中获得能量，在体内转换传递，也可将能量以热的形式释放到环境中去。热力学第一定律还可以理解为，系统内能的变化等于该系统所吸收的热量减去它所做的功，用方程式表达为：

$$\Delta U (\text{系统内能的变化}) = Q (\text{吸收的热量}) - W (\text{系统做的功})$$

该式体现了能量守恒原理：能量不能被创造或消灭，它只是从一种形式转化为另一种形式。例如乙醇（酒精）分子内的化学键能可以通过与氧气发生剧烈燃烧反应转化为热能与光能（图4-3）。如果将酒精灯作为一个体系，烧杯、水和空气为其环境，如此构成完整的系统，酒精燃烧的过程完全符合能量守恒定律。同理，生物与其环境组成的完整系统中，其代谢反应和能量转换也遵守热力学第一定律。

将红绿两色等量的小球放入瓶中随意摇晃后，两种颜色的小球上下分开、整齐有序排布的可能性极小。有序是一种高度不稳定的状态（图4-4）。热力学将不能做功的随机和无序状态的能定义为**熵** (entropy)，以S表示。熵是度量无序程度的量纲。一个系统越是有序，它的熵就越低，反之越高。讲个故事作比喻，有一个人用绳提着一摞瓷盘赶路，突然绳断了，瓷盘落在地上摔得粉碎，这个人不回头继续向前走去。路人见之，高声喊道：“你的瓷盘摔碎了”。该人一边走一边答曰：“我听声音就知道瓷盘摔碎了，回头和后悔都不能让碎片恢复成瓷盘，



图4-3 化学能(内能)通过燃烧转化为光能和热能 系统内能的变化等于过程中热量变化加上系统所做的功，图中酒精的化学能经燃烧后转变为热能和光能，再通过热传递使烧杯中的水沸腾。这一过程体现了能量守恒原理：能量不能被创造或消灭，它只是从一种形式转化为另一种形式。



图4-4 有序是一种高度不稳定的状态 考察左右两个瓶子，若有红球、绿球各50个，则所有红球都在上半瓶且绿球都在下半瓶的可能性为 2^{-50} 。也就是说，像左侧那样呈“杂乱”状态排布的情况概率约为右侧的 2^{50} 倍。可见，瓶中小球有序排列的可能性远小于无序排列，有序是高度不稳定的。

我还是继续赶路为好”。完整的瓷盘处于一种高度有序的状态，它是不稳定的，一旦成为无序状态的碎片，一般情况下(不输入能量做功)它就再也不可能回复到高度有序状态，即回复成完整的瓷盘。热力学第一定律主要关注的是变化过程中能量守恒问题，对一个过程事实上能否发生却无能为力。例如，第一定律无法解释为什么冰在0℃

以上熔化，而水在相同的温度下不能自发形成冰的问题，而热力学第二定律则描述了无序状态的变化规律。

2. 热力学第二定律

热力学第二定律指出，系统的各种过程总是向着熵值增大的方向进行。熵实际上是随机和无序状态的度量，热是一种分子随机运动的能。在活细胞的各部位，由于温度是相同的，热在其中不能做功。按照热力学第二定律的原理，没有任何一种过程其能与功的转换效率超过100%。其中生命过程能与功的转换效率是相当高的。

事实上生命过程一直在与热力学第二定律作抗争，即与自发过程中熵的增大作抗争。这种抗争靠的是能量的不断输入。例如，自养生物必须依赖于光合作用、异养生物必须依赖消耗有机质来补充能量。如果不输入能量，对于活细胞和生物体来说，系统的有序化程度就要下降，熵不断增加的结果将导致细胞或生物的死亡。

热力学将系统中总的热称为焓 (enthalpy)，以H表示。在化学反应中，反应物或产物的焓等于总的化学键能，化学键的形成或断开使焓获得吸收补充或者释放。与熵(S)和焓(H)相关联的第三种物理量叫自由能，以G表示。我们可以把自由能当作在恒定温度和压力条件下总能量中可以做功的那一部分能量。当熵增加时，系统的自由能便会下降，因此有如下关系式：

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S \quad (T \text{ 为热力学温度})$$

物理和化学过程达到平衡时，即达到系统的自由能



图 4-5 平衡系统的自由能最小而熵最大 只有在自由能最小时，才不会有自发的反应发生，否则反应会不断进行，直到将自由能消耗为最小。就像滑梯，你永远只能向下滑而不会从梯脚滑上去，正是因为你在滑梯的底部时达到了自由能最小而熵最大的平衡状态或稳定状态。也好比水永远是从高处流向低处，要把水从山下运到山上，必须依赖电能驱动的泵。

最小而熵最大(图4-5)。即一个体系的过程自发进行时，其自由能降低导致熵增加。在生物系统中，自由能是有用的能，熵是降解和无用的能量状态。生物体能够通过新陈代谢不断地从周围环境吸取负熵维持高度有序的生存状态。新陈代谢过程使生物体向周围环境释放出其不断产生的正熵。在一个具体的生物化学反应中，如果产物比反应物含有更少的自由能，这个反应便趋向于自发地进行。自发反应可释放自由能，称为放能反应(exergonic reaction)。相反另一些反应需要从外界输入自由能才能进行，这种反应称为吸能反应(endergonic reaction)(图4-6)。

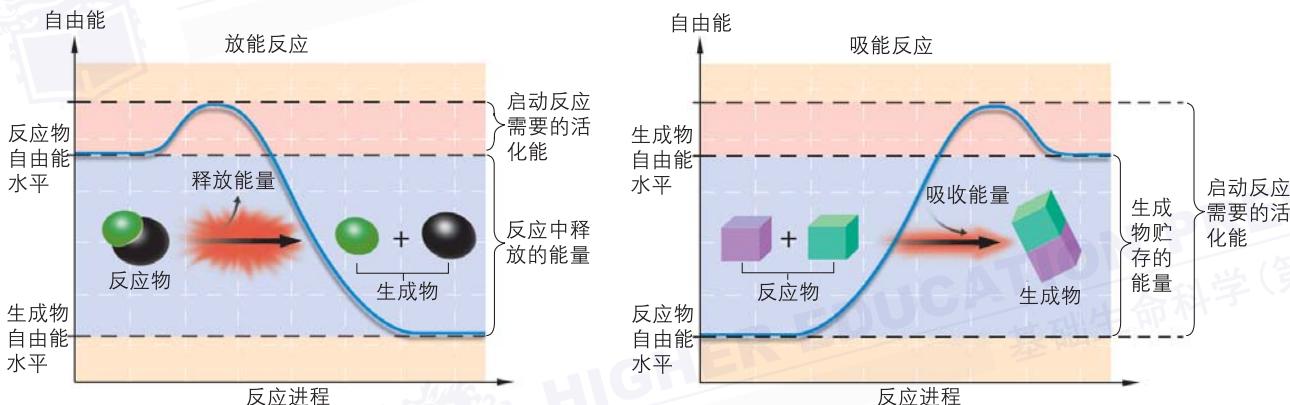


图 4-6 放能反应和吸能反应 化学反应中，常常伴随能量的吸收与释放。对于在过程中释放能量的，我们就称其为放能反应，一般这些反应都能自发进行，产物的自由能比反应物低；对于在过程中吸收能量的，我们称为吸能反应，一般由外界供给能量，才能使反应发生，产物的自由能比反应物高。

生物体的新陈代谢符合热力学第一定律和第二定律。生物体必须靠能量的不断输入来保持其高度的有序化。一般生物化学反应的发生都伴随着能量的转移，是包括吸收能量或释放能量的过程。正是许多放能和吸能反应构成了生物体的新陈代谢过程。

三、细胞的能量通货——ATP

在活细胞中，可以直接用于做功的能量通常以化学键能的形式贮存在腺苷三磷酸（ATP）中（图4-7）。我们可以将ATP当作细胞中能量的通货。ATP是一种不稳定的化合物，其磷酸键相当脆弱、易于断裂。当ATP水解时，一个高能磷酸键断裂，同时释放出能量并形成较ATP更为稳定的腺苷二磷酸（adenosine diphosphate, ADP）（图4-8）。在标准状态下，每摩尔ATP水解形成ADP，可产生30.5 kJ的能量（自由能）。



在非标准的细胞环境中，由于能与功转换效率的提高， ΔG 实际上大约为-54.3 kJ/mol。

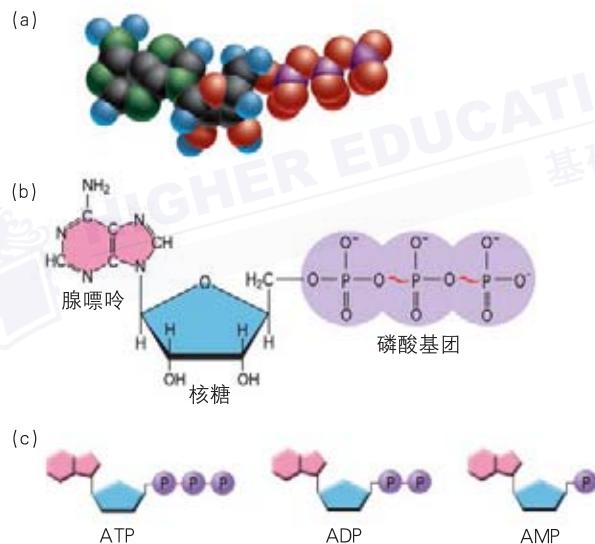


图4-7 腺苷三磷酸（ATP） (a) ATP堆球模型。(b) ATP分子式，图中红色波浪形短键代表高能磷酸键。ATP广泛存在于生物细胞中，它主要由腺嘌呤、核糖以及3个磷酸分子构成。它能在水解时脱去一个或2个磷酸根后形成ADP或AMP，在分解的过程中，断裂的为磷酸根中远离核糖的高能磷酸键。完整细胞在恒态下，ATP、ADP和AMP的比值相对稳定。(c) ATP、ADP和AMP分子式的省略形式。

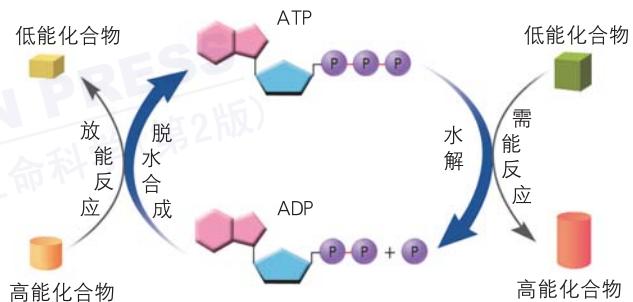


图4-8 ATP与ADP的转换 ATP是一种高能化合物，分子中富聚的高能量使分子很不稳定，它水解脱去一个磷酸根并形成ADP与Pi，释放出大量能量用于其他吸能反应。相反，在从其他放能反应中吸收能量时，ADP也能与一分子磷酸分子组合，形成ATP。

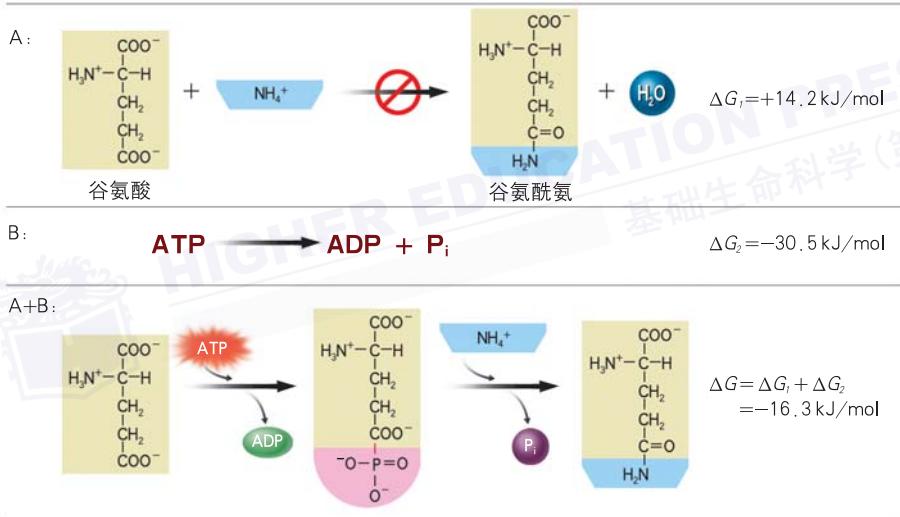
在一定条件下ADP还可以进一步水解形成腺苷一磷酸（adenosine monophosphate, AMP），并进一步释放能量。

ATP作为细胞中能量的通货是如何工作的呢？细胞内ATP水解的放能反应往往在特定酶的帮助下直接与某些吸能反应相偶联。例如，由谷氨酸与氨合成谷氨酰胺的反应是一种吸能反应，它不能自发地进行，在ATP提供能量的情况下，首先ATP的一个高能磷酸键断开，磷酸基团被转移到谷氨酸分子上，具有更高能量的磷酸化分子（反应中间体）与原来的谷氨酸相比更加不稳定，它能自发地与氨分子反应生成谷氨酰胺（图4-9）。

相反，AMP与一个磷酸结合可形成ADP，ADP再与一个磷酸结合可形成ATP，两步反应都需要吸收能量。在生物细胞中，许多放能反应总是和ATP的合成相偶联，许多吸能反应总是和ATP的分解相偶联。

在生物体中，ATP不断地消耗和再生，维持着生命的高度有序状态，一个人每天大约需要消耗45 kg ATP，但每一时刻贮存在人体里的ATP不到1 g。即每个细胞每秒钟大约可形成一千万个ATP，同时有同样量的ATP被水解，产生出能量供给生命活动所需。例如肌肉的收缩运动、物质在细胞内或细胞间的运输、细胞中单体化合物（如氨基酸）合成多聚体（如多肽链）等都需要消耗ATP。以ATP形式贮存的自由能在各类生物大分子的合成和代谢调节中，以各种方式起递能作用。

植物通过光合作用将无机物转变为有机物（同时产生ATP）。这些有机物可作为“食物分子”，直接或间接地为植物本身和其他动物提供细胞呼吸所需要的“燃料”。一般情况下，一个成年人每天摄入的“食物分子”



经过细胞呼吸形成的 ATP，可提供大约 9200 kJ 的能量。

这些能量可基本满足一个成年人一天活动的需要。

让我们看看，仲夏的夜晚，萤火虫是如何利用 ATP 来发光（散发能量）的（图 4-10）。

在萤火虫尾部发光细胞中存在着荧光素酶（E-LH），酶促反应结果使 ATP 与 E-LH 先结合，结合后形成的高能中间产物 E~LH₂-AMP 很不稳定，在氧气存在时可释放出能量，并以荧光的形式发射出来：



萤火虫正是借助于 ATP 提供的能量发出荧光，这种荧光是萤火虫求偶的信号（图 4-10）。

第二节 生物催化剂——酶

一、酶是具有催化作用的蛋白质

热力学原理只能帮助我们预测一个反应能否发生，却不能告诉我们反应的速度有多快。常温无菌状态下的一瓶葡萄糖溶液可以无限期地保存而不会分解成 CO₂ 和 H₂O，也不可能释放能量。而当受到高温、强酸或强碱处理时，葡萄糖分子则会分解。活细胞当然不具备高温、强酸或强碱等极端条件，但它却能在很短的时间内将葡萄糖分解，这是因为活细胞内有大量分解葡萄糖的酶。酶是细胞产生的可调节化学反应速度的催化剂。正是酶的催化作用，使得生物化学反应在常温、常压下得以迅速

图 4-9 ATP 水解的放能反应与吸能反应相偶联 在没有 ATP 输入能量的情况下，由于谷氨酸与氨合成谷氨酰胺需要吸收 14.2 kJ/mol 的自由能，因此反应不能自发进行。在有 ATP 输入能量的情况下，即将 ATP 分解生成 ADP 的反应与谷氨酸与氨合成谷氨酰胺的反应相偶联，由于 ATP 分解生成 ADP 可释放 30.5 kJ/mol 自由能，吸能反应与放能反应的自由能合计，可释放出 16.3 kJ/mol 的自由能，因此反应可以完成。

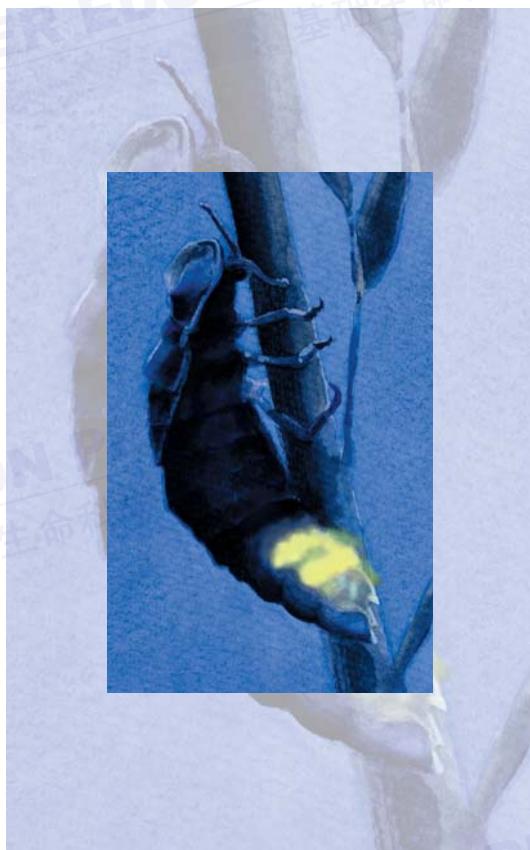
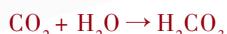


图 4-10 萤火虫利用 ATP 提供能量发出荧光 在炎夏之夜的野外，可经常看到点点流动的淡黄色或淡绿色闪光。有时是单独一个，忽而又会成双成对。这便是从萤火虫腹部末端的发光器发出的“求偶信号”。雄萤先发出寻找配偶的闪光信号，“有意”的雌萤便发出回答闪光，凭着这种奇特的“闪光”语言，它们便在夜幕中幽会了。萤火虫的发光器，由发光细胞层和反光细胞层构成。发光细胞含有荧光素和荧光酶，前者是光的产生者，后者是发光的催化剂。在荧光酶的作用下，荧光素与 ATP 结合后氧化而发出荧光。

进行。绝大多数的酶都是蛋白质，近年来科学家发现，某些核酸也具有生物催化作用，它们被称之为“核酶”(ribozyme)。

酶在常温、常压、中性pH的温和条件下具有很高的催化效率。例如，单个过氧化氢酶分子在室温条件下每分钟可完成500万个过氧化氢分子的分解反应；又例如，



这一反应在有碳酸酐酶(carbonic anhydrase)存在时，反应速度比没有碳酸酐酶参加时快1000倍。

酶的活力指酶具有催化生化反应的能力。常用酶的活力单位(U)表示酶活力的大小。国际标准活力单位的定义为，在标准条件(25℃、最适pH、底物过量)下，1分钟催化1 μmol底物转化成产物的酶的量，就是1个活力单位。

酶可以是由一条肽链构成的单体酶，也可以是由多条肽链构成的寡聚酶。按照酶催化反应的性质，它们有多种类型。氧化还原酶类是催化氧化还原反应的酶，以催化脱氢反应为主，加氧反应为次；转移酶类催化基团转移反应，例如氨基酸代谢中的转氨反应；水解酶类催化水解反应；裂解酶涉及从底物中移去一个基团并形成双键的反应；异构酶催化同分异构反应；合成酶催化两种化合物合成为一种物质，这类合成反应通常需要由ATP水解提供能量；新的研究发现还有一类抗体酶(abzyme)，以过渡态底物的类似物作为抗原，在动物体内诱导出相应抗体，这个抗体对该底物具有酶的活性，抗体酶本质上是具有催化能力的免疫球蛋白。

二、酶的催化作用机理

酶蛋白为什么会对生物化学反应具有催化作用呢？根本的原因在于酶可以降低活化一个反应所需要的能量。即使是一个放能反应，在它放出能量之前，也存在着化学反应启动的能量障碍，因为新的化学键形成之前，存在着必须首先断开的键，这就是“能障(energy barrier)”。用于克服能障、启动反应进行所需要的能量叫活化能(activation energy)，而酶恰好可以降低化学反应所需要的活化能(图4-11)。活化能还可定义为，在一定温度下1 mol反应物全部进入活化状态所需要的自由能。图4-11显示，虽然产物的自由能比反应物的自由能低，但

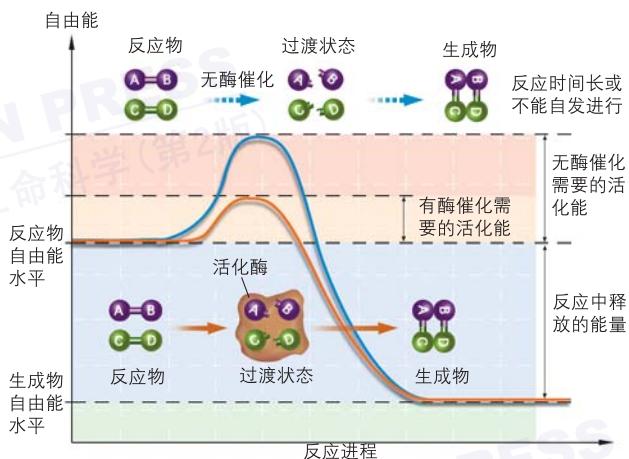


图4-11 酶可以降低化学反应所需要的活化能 从AB相连、CD相连的底物变成AC相连、BD相连的产物，首先必须打断AB间和CD间的作用，而后重新生成AC、BD的化学键。显然，打断AB、CD需要消耗一定能量，即使产物能量低于反应物，由于需要首先断键，所以反应并不一定能自发进行。酶的作用就是产生中间过渡状态ABDC，减弱原先化学键的作用，使整体更不稳定，因而就可降低该化学反应所需要的活化能，使反应得以快速进行。

从反应物变成产物，必须克服一个能障。而酶的作用就在于通过和反应物结合成中间产物，从而降低这部分能量(E_A)，来提高反应的速率。

酶所作用的反应物被称为该酶的底物(以S代表)，在催化反应中，酶(以E代表)首先与底物结合形成不稳定的中间产物S-E，这个中间产物的进一步分解，形成产物(以P代表)和酶本身：



经过中间产物反应所需要的活化能比由底物直接生成产物(S→P)所需的活化能小很多。酶在反应的前后没有发生改变，所有酶在反应中仅仅起到催化作用。酶和底物结合时，底物的结构必须和酶活性中心的结构非常吻合，这样才能紧密结合形成中间复合物。例如，蔗糖酶在催化蔗糖(二糖)分解为葡萄糖和果糖(单糖)的反应时，蔗糖首先与蔗糖酶结合形成中间产物，而该中间产物极不稳定，会立刻分解成葡萄糖和果糖(图4-12)。

酶的另一个重要特点是它的特异性或专一性。一个酶能特异性地识别其特定底物，从而催化专一的反应。例如，蔗糖酶只能作用于蔗糖，对于其他二糖(如乳糖)则不起任何作用。因为酶是蛋白质分子，具有特殊的三维

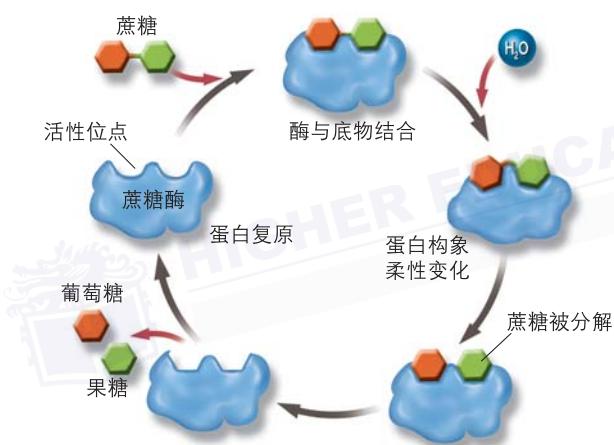


图 4-12 酶与中间产物 当没有酶的存在时，蔗糖几乎不水解；而一旦加入酶，水解就会瞬间进行。即蔗糖首先与蔗糖酶结合形成中间产物，而该中间产物极不稳定，会立刻分解，这时由于葡萄糖和果糖的自由能更低，因而就分解得到葡萄糖、果糖和酶本身。

空间结构和构象，其大分子的特殊袋状或沟状部位可以与底物相结合。这一部位称为酶的活性位点或酶的活性中心 (active center)。酶的活性中心通常由少数氨基酸组成，酶分子的其他部分为活性中心提供骨架并保持其特定的空间构象。专家们提出，底物与酶就好比是钥匙和锁的关系，一把锁只能被一把钥匙打开，因此酶具有高度的特异性。酶的特异性在于酶的活性中心形状与底

物分子的形状具有特殊的匹配合作关系，酶的活性中心部位不是刚性的，而是一种柔性的结构。当酶与底物结合时，底物分子能诱导酶分子的构象发生一定的变化，使活性中心部位与底物可以很好地结合。这种**诱导契合**关系就像是握手一样，促进了酶与底物相互作用，使活性中心化学基团有最佳的定位，从而导致底物分子特定的化学键伸直或弯曲和化学键的断开，启动了化学反应的发生，即打破了“能障”，从而降低了化学反应所需要的活化能（图 4-13）。

三、影响酶活性的因素

酶大都是具有四级结构的蛋白质大分子，外界的许多物理和化学因素都会对蛋白质分子的结构和构象产生一定的影响，从而影响到酶的活性。影响酶活性的主要因素包括温度、pH 和抑制剂等。

1. 温度的影响

一般来说，在一定范围内，酶的活性随温度升高而增高，超过一定的温度界限，活性即下降。酶活性最高时的温度即为酶的最适温度。因为适当地升温促进了分子的运动，提高了底物与酶活性位点的结合速度和频率；但如果超过一定的温度界限，由于酶蛋白肽链间氢键、离子键或其他更弱的作用力被破坏，导致蛋白质变性，从而很快地降低了酶的活性。人体中大多数的酶最

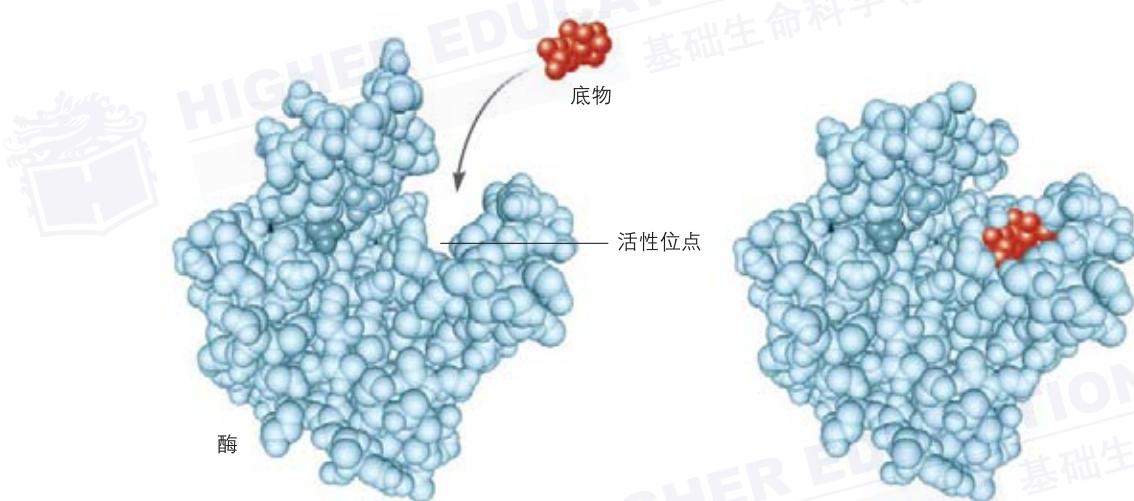


图 4-13 酶与底物的诱导契合关系 酶具有特殊的三维空间结构和构象，与底物分子的形状具有特殊的匹配合作关系。酶的活性中心与底物的结构不是刚性而是柔性互补的。当酶与底物靠近时，底物能够诱导酶的构象发生变化，使其活性中心变得与底物的结构互补。就好像握手一样，促进了酶与底物的相互作用，改变了底物化学键的性质，从而降低了反应的活化能。

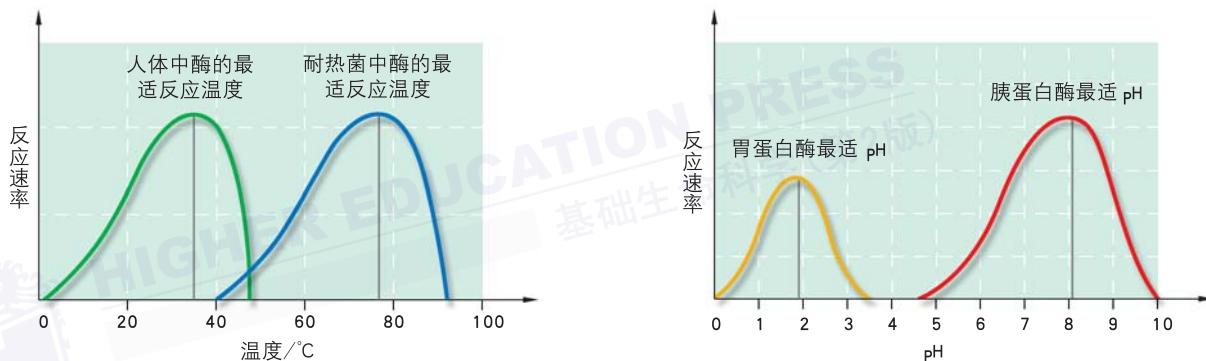


图 4-14 温度和 pH 对酶活性的影响 和许多的催化剂一样，在温度升高的时候，酶的反应活性也会相应地升高，大约温度每上升 10 ℃时，反应的催化速度是原来的两倍。但是酶也是一种蛋白质，在温度升高超过一定界限的时候，部分蛋白质就开始变性，当变性积累到一定的程度时，酶的反应活性会出现下降。酶活性和 pH 的关系也有一个相似的曲线，在 pH 太高或太低的时候，酶都会产生变性，只有在一个合适的 pH 时，酶才能发挥其最大的效力。

适温度为 35~40℃；某些生长在温泉中的细菌所含的酶的最适温度高达 70~80℃（图 4-14）。

2. pH 的影响

酶对 pH 的变化极为敏感，每一种酶只在一定的 pH 范围内具有较高的活性，而且有一个最适 pH。动物体内酶的最适 pH 多在 6~8 之间（图 4-14），但不同酶的最适 pH 差别很大。例如，胃蛋白酶的最适 pH 为 1.9，而胰蛋白酶的最适 pH 为 8.1。pH 对酶活性的影响主要是因为 pH 会影响酶或底物的解离，也会影响底物的极性基团。

3. 酶的抑制剂

有些化合物可以选择性地抑制酶的活性，称为**酶的抑制剂**（inhibitor）。如果抑制剂以共价键与酶相结合，这种抑制往往是不可逆的；如果抑制剂以更弱的键与酶结合，则其抑制作用是可逆的。

有些抑制剂与正常的底物结构相似，它和底物竞争

性地与酶的活性位点结合，从而妨碍底物进入酶的活性中心，减少酶与底物的作用机会，这种抑制剂称为**竞争性抑制剂**（competitive inhibitor）。由于这种抑制是可逆的，那么增加底物的浓度可以降低或解除抑制剂的影响。

另有一种**非竞争性抑制剂**（noncompetitive inhibitor），它们结合在酶的非活性中心部位，导致酶分子形状的改变，使之不能与底物分子相匹配和结合（图 4-15）。

一些酶的抑制剂对于生物代谢具有毒性。例如，杀虫剂 DDT 是一种神经系统关键酶的抑制剂，对环境和人畜具有污染和毒害作用。许多抗生素是细菌中一些特定酶的抑制剂。例如，青霉素可以与细菌合成细胞壁的关键酶的活性中心结合，阻碍细菌细胞壁的合成，从而达到杀死细菌的效果。

4. 反馈抑制

在代谢过程中局部反应对催化该反应的酶所起的抑制作用，称为**反馈抑制**（feedback inhibition）。例如，在

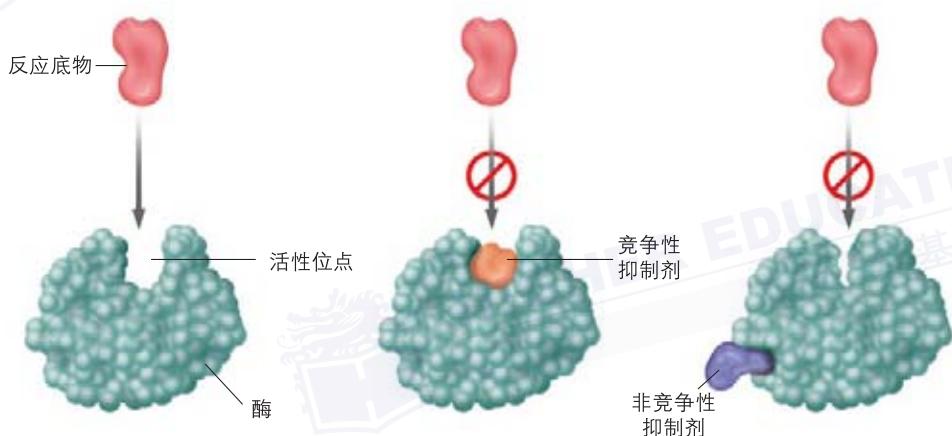


图 4-15 酶的竞争性抑制和非竞争性抑制 抑制剂是通过与酶结合而使其无法再与反应底物结合。竞争性抑制剂“占据”了酶的活性位点，底物自然无法进入；非竞争性抑制剂则是结合在酶的其他部位，通过改变酶的构象使之无法与底物结合。



图4-16 反馈抑制 反馈抑制是代谢过程中局部或最终产物，对催化前期反应的酶所起的抑制作用，是细胞自行调节其代谢过程的一种机制。

糖代谢中，葡萄糖与ATP在葡萄糖激酶的作用下生成葡萄糖-6-磷酸，而反应产物葡萄糖-6-磷酸对葡萄糖激酶具有抑制作用，这种抑制即为反馈抑制。

酶促反应在细胞中往往不是独立发生的，酶促反应的序列性使得不同的酶促反应彼此按一定顺序相互联系，一个酶促反应的产物同时又是另一个酶促反应的底物。多步反应后的最终产物有时还会对第一步反应的酶产生抑制作用，这种最终产物抑制是细胞自行调节其代谢的一种机制。反馈抑制可防止细胞生成超过其需要的多余产物，达到节约反应物的目的，也是维持细胞稳态（homeostasis）的重要机制（图4-16）。

四、酶的辅助因子和辅酶

许多酶还需要非蛋白的辅助因子（cofactor）和辅酶

（coenzyme）才能完成其催化作用。通常将无机金属离子称为辅助因子，将有机化合物称为辅酶。有些辅助因子或辅酶与酶蛋白的活性部位结合紧密，有的则结合疏松。大多数氧化还原酶类的辅酶是一些具有核苷酸结构的维生素（vitamin）。如烟酰胺腺嘌呤二核苷酸（nicotinamide adenine dinucleotide, NAD⁺，又称辅酶I），烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸（nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADP⁺，又称辅酶II），黄素腺嘌呤二核苷酸（flavin adenine dinucleotide, FAD）等等都是一些特别重要的辅酶，这些辅酶同时可以传递H⁺和电子（图4-17），在细胞呼吸代谢和光合作用反应中都发挥了重要的作用。除此以外，在酶促反应中起脂溶性电子载体作用的辅酶有泛醌（ubiquinone，又称辅酶Q）、质体醌（plastoquinone）等，起转移酰基作用的辅酶有辅酶A（coenzyme A）等。

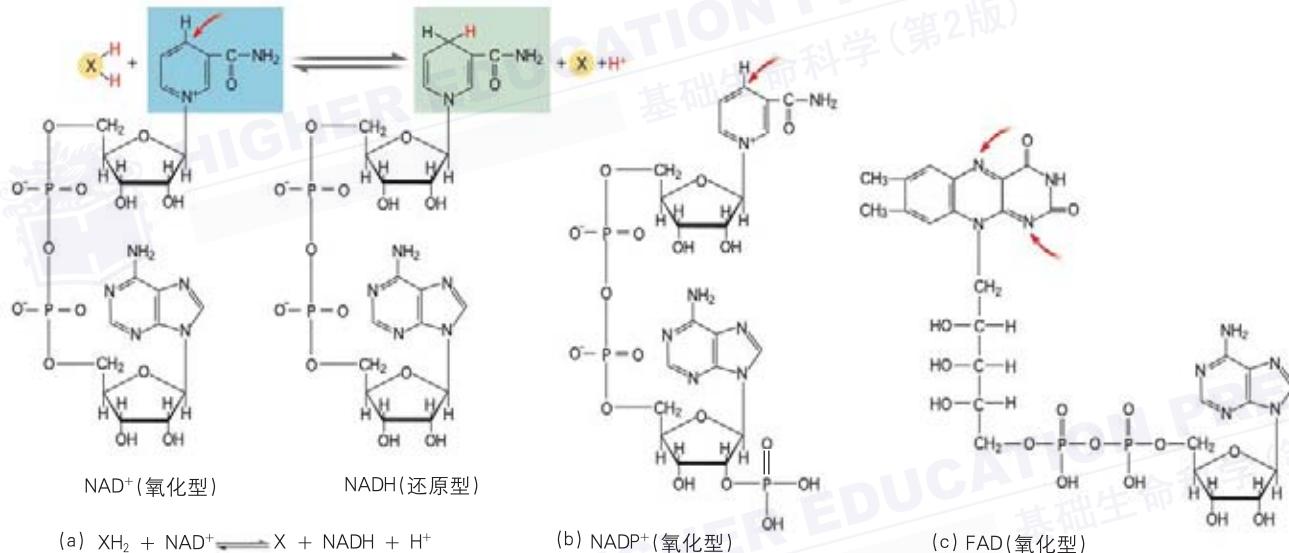


图4-17 NAD⁺、NADP⁺和FAD的递H⁺和电子传递作用 (a) NAD⁺含有2个核苷酸，一个是腺嘌呤核苷酸，另一个是烟酰胺，它们由2个磷酸基团相连。氧化型的NAD⁺接受其他富含H⁺和电子的有机化合物(XH₂)的2个电子和1个氢质子，形成还原型的NADH，XH₂被氧化成X。这样的反应在细胞呼吸等代谢中经常发生。(b)、(c) NADP⁺和FAD的递H⁺和电子传递作用也与NAD⁺类似（请注意图中红色箭头指示的这两个分子的加氢部位，完整的反应式省略）。

A, CoA)等,这些辅酶也都是一些维生素。维生素是参与生物代谢所必需的一类微量有机化合物,对于生物的生长发育十分重要。这类化合物在动物体内的需求量非常少,必须由食物供给。已知绝大多数维生素作为酶的辅酶在生物代谢中发挥重要作用。

第三节 生物代谢

一、活细胞是一个微小的化学工业园

细胞是生物代谢的基本单位,在细胞极其微小的空间内发生着数千种生物化学反应。生物代谢简称代谢,是生物体内所有生物化学反应和能量转换过程的总称。代谢也是生命最基本的特征之一。通过生物代谢,糖可以转变成氨基酸,氨基酸也可转变成糖。小分子单体被装配成细胞需要的多聚体,这些多聚体也可被水解成小分子单体。许多细胞输出的产物又构成了生物体的其他部分。植物中的叶绿体通过吸收太阳能进行光合作用,光合作用是一系列的化学反应,最终将二氧化碳和水合成为葡萄糖并放出氧。贮存在葡萄糖等“食物分子”中的化学能经过细胞呼吸多步化学反应被释放出来,并以高能磷酸键的形式贮藏在ATP分子中。细胞利用呼吸作用放出的能量(ATP)完成各种各样的工作,包括化学

物质的跨膜运输、蛋白质的机械运动和驱动需能的化学反应等等(图4-18)。因此,在细胞这个微小的体系中,物质代谢总是伴随着能量的转化。

细胞不是一个装满了各种酶和反应物的口袋,细胞复杂的结构特别是膜的结构固定了各代谢反应的空间和时间,使它们高度有序并可以控制和调节。我们可以把细胞的代谢想像成一个经过精心制作的复杂道路交通图,数千条生化反应途径相互交错编织在这张图上(图4-19)。就像管制交通的红绿灯一样,酶控制着各条代谢途径,确定反应进行的方向,调节底物转变为产物的反应速度,保持着细胞中各类化学物质供给和需求的平衡,防止出现亏空和过剩。某些代谢途径(异化途径)通过将复杂的化合物分解为简单的小分子而释放出能量。将简单的小分子合成为复杂的大分子的过程(同化途径)则需要消耗能量。在代谢图上,异化途径和同化途径就像是交通图中的下坡和上坡,从下坡的异化途径释放的能量能够用来供给上坡的同化途径,这种从异化途径向同化途径的能量转移被称为能量的偶联。

长期的进化过程中,生物体获得了对生物代谢精密的调控机制。酶的调节是最基本的代谢调节。在分子水平上,酶的合成与分解、酶活性的提高与降低直接控制着代谢反应的速率。由于基因的转录与表达直接控

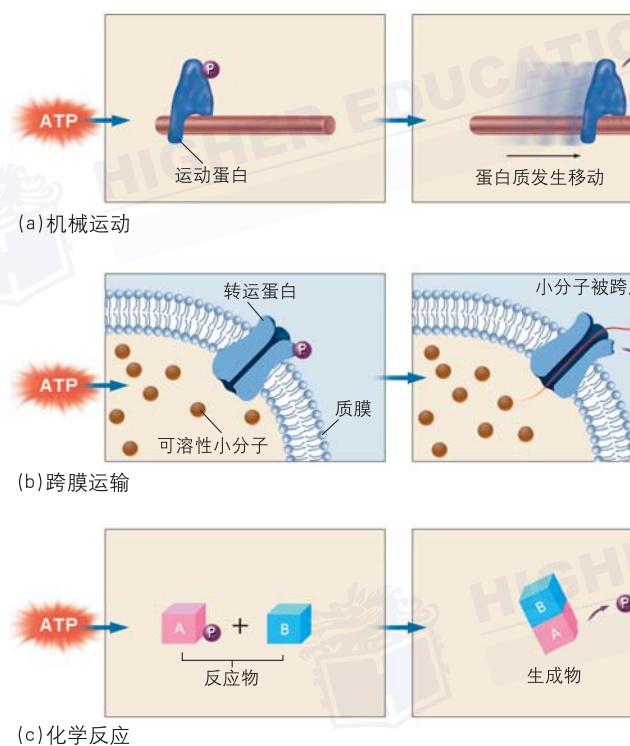


图4-18 细胞利用能量(ATP)完成各种工作
(a)肌肉的收缩源于消耗能量的蛋白质机械运动。
(b)物质跨膜主动运输需要消耗能量。(c)合成代谢反应通常需要输入能量。

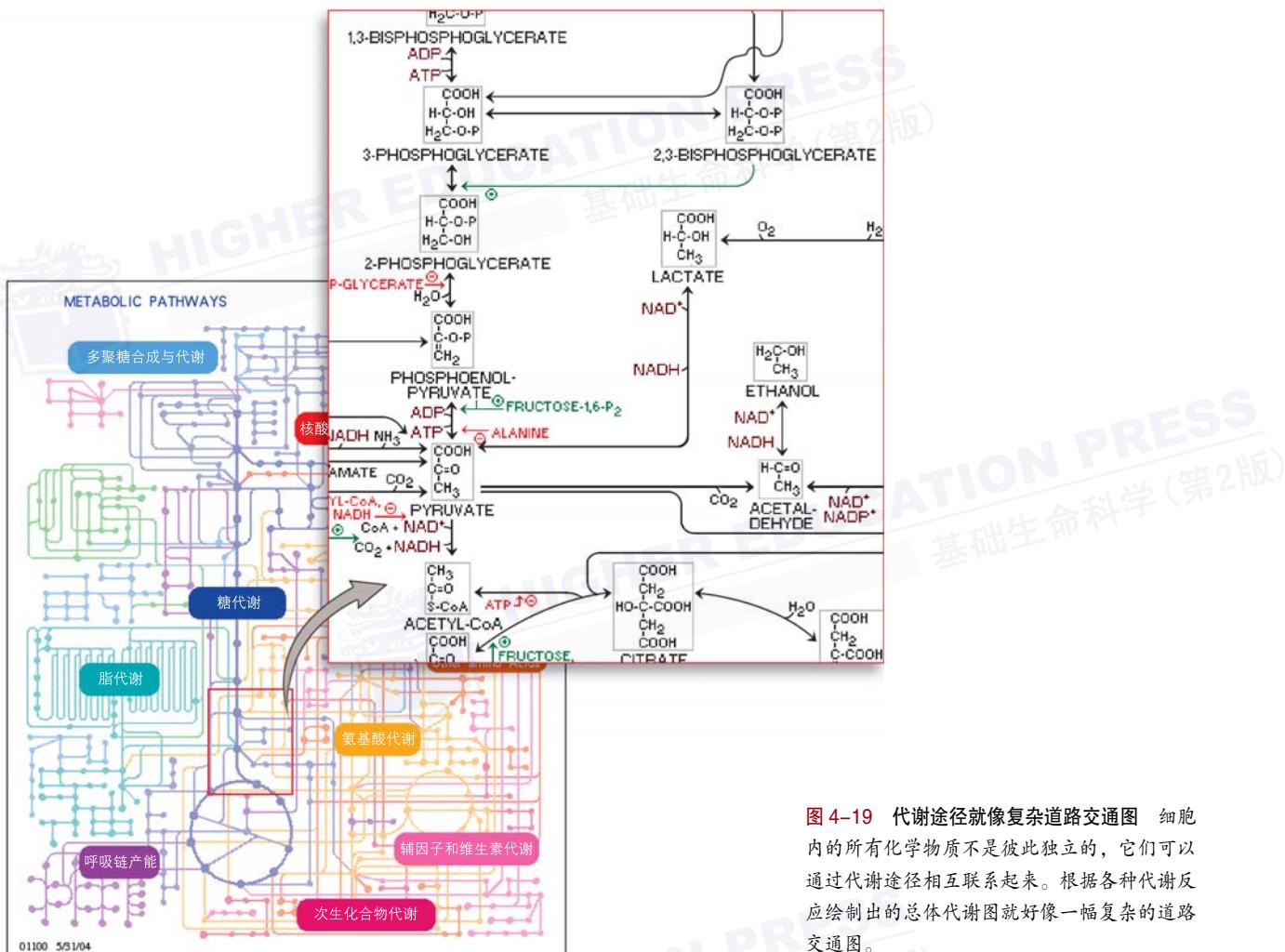


图 4-19 代谢途径就像复杂道路交通图 细胞内的所有化学物质不是彼此独立的，它们可以通过代谢途径相互联系起来。根据各种代谢反应绘制出的总体代谢图就好像一幅复杂的道路交通图。

制着蛋白质的合成，因此，酶对代谢的调节很大程度上取决于信号转导对基因的调控作用（有关基因调控和信号转导将在以后第六章第二节中详细介绍）。在细胞水平上，酶在生物膜上的定位使各步生化反应有序地进行，大大提高了代谢的效率。在生物个体水平上，真核多细胞生物各种器官的发育和分化使不同的代谢反应得到合理的分工安排。

我们可以把活细胞看作是一个微小的化学工业园。在这个化学工业园中发生着各种称之为生物代谢的各种化学反应（图 4-20）。归纳细胞中生物代谢的作用可以包括以下方面：（1）从环境和不同器官部位获得营养物质，又将代谢废物和热输出到环境中；（2）将营养物质分解成自身代谢需要的有机化合物分子或组成生物大分子的前体分子或构件；（3）合成细胞内的生物大分子（生物聚合物）；（4）为生命活动提供能量；（5）细胞核中的

遗传物质（基因）最终对各种反应起控制作用，细胞核类似于一个控制中心。在细胞这个微小的化学工业园中，物质代谢总是伴随着能量的转化。生物代谢是发生在生物体内全部的物质变化和能量转化过程，是生命区别于非生命的基本特征之一。

二、氧化 – 还原反应

氧化 – 还原反应是细胞内最重要的一类生物代谢反应。在生物体中能量的生成通常是氧化 – 还原反应(redox reaction)及电子与质子流动和传递的结果。氧化 – 还原反应实质是电子的得失反应：获得电子的过程是还原反应，失去电子的过程是氧化反应。失去电子的物质为还原剂，得到电子的物质是氧化剂。细胞中氢及其电子从一个化合物向另一个化合物转移时发生氧化 – 还原反应，被转移的电子所携带的能量便贮存在新的化学键

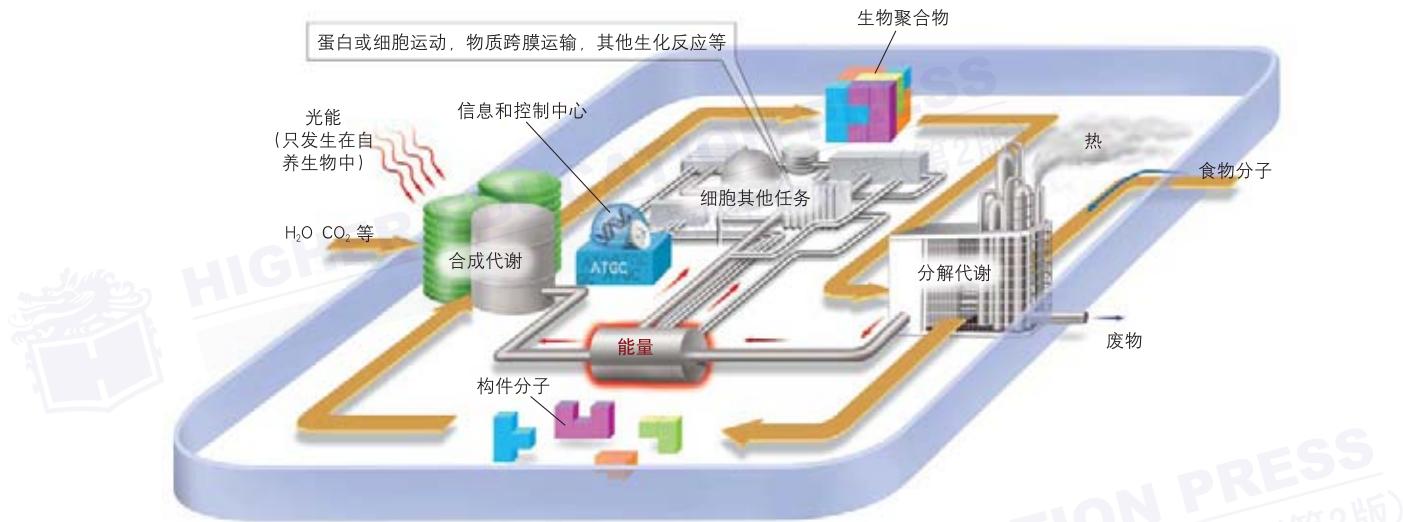


图 4-20 活细胞是一个微小的化学工业园 在细胞这个微小的化学工业园中,各种生物代谢反应就好比是化工厂内各车间的分工合作所承担的生产任务,原料、产品、废物、能量在各车间之间输入输出。一个车间的产品可以是另一个车间的原料;有的车间产生能源,有的车间则消耗能源。在控制中心的指挥调度下,各部分的工作和合作高效有序。

中。例如:



其中还原态的 NADH、NADPH 和 FADH₂ 等还可将所接受的电子和氢传递给其他传递体如细胞色素、辅酶 Q 等。在电子和能量转移过程中,起关键作用的是脱氢酶及其辅酶 NAD⁺(或 FAD),脱氢酶在转移两个氢原子时,实际上是转移了 2 个质子(2H⁺)和 2 个电子,NAD⁺结合了 2 个电子和 1 个质子成为 NADH,另一个 H⁺便游离在细胞的液体中。

按照热力学原理,电子的传递必须由低**氧化-还原电位**(E_0)物质向高氧化还原物质传递。氧化-还原电位又称为标准还原电位 (standard reduction potential),它是以氢电极为标准并以氢原子氧化-还原体系的 E_0 值(-0.42 V)为对照来反映还原剂失去电子能力大小的电位差值。 E_0 值高的体系较 E_0 值低的体系容易接受电子,其本身是较强的氧化剂; E_0 值低的体系较 E_0 值高的体系容易失去电子,其本身是较强的还原剂(表 4-1)。在有电

子转移的代谢反应中,氧化-还原电位的改变(ΔE_0)与标准自由能的改变(ΔG)成正比。因此,细胞中氢及其电子从一个化合物向另一个化合物转移时,被转移的电子所携带的能量便贮存在新的化学键中。

总体看来,细胞呼吸过程是一个氧化-还原反应,在图 4-21 所示的反应中,葡萄糖分子以 H 原子的形式失去

表 4-1 部分重要氧化-还原体系的氧化-还原电位

氧化-还原对	E'_0 / V
$2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{H}_2$	-0.42
铁氧还蛋白(Fe^{3+}) + $\text{e}^- \rightarrow$ 铁氧还蛋白(Fe^{2+})	-0.42
$\text{NAD}^+ + \text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{NADH}$	-0.32
$\text{NADP}^+ + \text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{NADPH}$	-0.32
$\text{S} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{H}_2\text{S}$	-0.274
乙醛 + $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ 乙醇	-0.197
丙酮酸 $^{2-} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ 乳酸 $^{2-}$	-0.185
$\text{FAD} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{FADH}_2$	-0.18
草酰乙酸 $^{2-} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ 苹果酸 $^{2-}$	-0.166
延胡索酸 $^{2-} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ 葡珀酸 $^{2-}$	0.031
细胞色素 b (Fe^{3+}) + $\text{e}^- \rightarrow$ 细胞色素 b (Fe^{2+})	0.075
泛醌 (辅酶 Q) + $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ 泛醌 H_2 (辅酶 QH ₂)	0.10
细胞色素 c (Fe^{3+}) + $\text{e}^- \rightarrow$ 细胞色素 c (Fe^{2+})	0.254
$\text{NO}_3^- + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{NO}_2^- + \text{H}_2\text{O}$	0.421
$\text{NO}_2^- + 8\text{H}^+ + 6\text{e}^- \rightarrow \text{NO}_4^{+} + 2\text{H}_2\text{O}$	0.44
$\text{Fe}^{3+} + \text{e}^- \rightarrow \text{Fe}^{2+}$	0.771
$\text{O}_2 + 4\text{H}^+ + 4\text{e}^- \rightarrow 2\text{H}_2\text{O}$	0.815
乙酰 CoA + $\text{CO}_2 + \text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ 丙酮酸 + CoA	-0.48
$\text{FMN} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{FMNH}_2$	-0.22
光合作用系统 P ₇₀₀	0.43

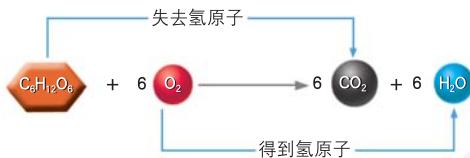


图 4-21 细胞呼吸是氧化-还原反应

电子， O_2 以 H 原子的形式得到电子，H 原子及其电子在这个反应中发生了重排，能量也随之发生了转移。

细胞呼吸时葡萄糖分子就像是一个电子库，它为细胞内产能的氧化-还原反应提供丰富的电子。 NAD^+ 与脱氢酶结合从这个库里提取电子，其化学能随之转移到形成的 $NADH$ 中。在细胞呼吸的最后阶段，通过呼吸链这样的多酶氧化-还原体系，贮存在 $NADH$ 中的化学能逐步释放出来，产生了更多的 ATP。同样，光合作用过程也涉及到一系列的电子转移及氧化-还原反应。氧化-还原反应是呼吸作用和光合作用等代谢中最基本的反应，关于呼吸链和光反应过程的电子传递及 ATP 的形成机理将在本章以后的部分具体讨论。

三、其他常见的代谢反应

除了最重要的氧化-还原反应外，常见的生物代谢反应还包括基团转移反应 (group-transfer reaction)、碳键的形成和断裂反应、水解反应 (hydrolysis reaction)、消除反应 (elimination reaction)、重排反应 (rearrangement reaction) 等。

在第二章第一节中我们已经了解到，除了碳骨架外，有机化合物的性质还取决于与碳骨架相连接的功能基团 (某些含氧、氮、硫、磷的原子团)。生物体中的有机化合物主要含有酰基 (羰基)、羟基、羧基和氨基等功能基团。所谓基团转移反应就是指代谢反应中某功能基团从一个分子向另一个分子的转移。细胞代谢过程中典型的基团转移反应包括酰基转移反应、磷酰基转移反应、葡萄糖基转移反应等。例如在以后介绍的糖酵解和 Krebs 循环反应中，就涉及到一些基团转移反应。

我们已经知道，生物体将简单小分子合成复杂大分子并消耗能量的过程称为同化作用或合成代谢；生物体将复杂化合物分解为简单小分子并放出能量的反应，称为异化作用或分解代谢。大部分合成代谢和分解代谢都涉及到碳键的形成或断裂。例如果糖-1, 6-二磷酸在醛缩酶的作用下分解成为二羟丙酮磷酸和甘油醛-3-磷酸，



图 4-22 碳键的断裂反应

就是在果糖-1, 6-二磷酸的第3位和第4位碳之间的碳键发生了断裂 (图 4-22)。

许多生物大分子多聚体分解成小分子单体都涉及水解反应，例如淀粉水解成葡萄糖、多肽水解成不同的氨基酸、DNA 或 RNA 分子水解产生许多单核苷酸等等。ATP 水解形成 ADP 是另一类直接放出能量的水解反应。另外，苹果酸 (malate) 消除 1 分子水生成延胡索酸 (fumarate) 的反应属于消除反应，葡萄糖-1-磷酸转变为葡萄糖-6-磷酸、葡萄糖-6-磷酸转变为果糖-6-磷酸的反应属于重排反应。

在酶的调节催化作用下，细胞内各类代谢反应能否发生，取决于反应前后标准自由能的变化 (ΔG)。反应前后标准自由能的变化与该反应的化学反应平衡常数 (K_{eq}) 相关。化学反应平衡常数是在标准状态条件下一个化学反应达到平衡时产物与反应物浓度的比值。在标准状态条件下 ΔG 与 K_{eq} 的关系可以用以下方程式表示：

$$\Delta G = -RT \ln K_{eq}$$

表 4-2 显示了标准自由能变化与化学反应平衡常数的关系及代谢反应状态的判断标准。有机化合物所含的能量主要决定于该化合物所含基团的能量，一般情况下，不稳定的活泼化学基团具有较高的自由能。热力学第二定律指示了代谢反应的方向和限度，应该再一次强调，

表 4-2 标准自由能变化 (ΔG) 与化学反应平衡常数 (K_{eq}) 的关系

K_{eq}	ΔG	代谢反应
>1.0	<0 (负值)	可以正向发生
1.0	0	处于平稳状态
<1.0	>0 (正值)	可以反向发生 (或输入能量后可以正向发生)

即使 $\Delta G < 0$, 并不等于反应就一定能自发进行, 因为它还需要酶的催化作用来降低启动代谢反应所需的活化能和提高反应的速率。

呼吸通常被表达为葡萄糖的降解反应:



第四节 细胞呼吸

一、细胞呼吸产生能量

汽车的开动需要燃烧汽油来提供能量。在汽车发动机中, 有机燃料(汽油)的燃烧是氧化反应过程, 这一发光发热的反应需要消耗氧气(O_2)和有机燃料, 产生能量和二氧化碳(CO_2)。生命的一切活动也需要能量来维持。例如, 小分子有机物合成为蛋白质或DNA等生物大分子多聚体、细胞中物质的跨膜运输、生物体的运动和形状改变、细胞的生长和繁殖等等都需要消耗能量。生命活动需要的能量主要通过细胞呼吸(cell respiration)来提供, 细胞呼吸是生物体获得能量的主要代谢途径。

细胞呼吸也是一种氧化反应, 它与汽油的燃烧产生能量在本质上是相同的(图4-23)。在细胞中, “食物分子”是一种有机“燃料”, 它的“燃烧”反应也需要消耗氧气, 产生出能量和二氧化碳废气。因此汽油的燃烧和细胞呼吸都可以用下式来表达:



细胞呼吸消耗的“燃料”可包括糖类、脂肪、蛋白质等多种“食物分子”, 人们通常用典型的葡萄糖分子($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$)来阐明细胞呼吸的代谢反应过程, 因此, 细胞

细胞呼吸与汽油燃烧本质上都是氧化有机质产生能量。细胞呼吸是在复杂的细胞体系中(主要在线粒体中)进行的, 在温和条件和酶的参与和调控下, 能量逐步按需释放, 没有剧烈的发光发热现象, 因此细胞呼吸能量的转化和利用效率很高。

有氧条件和缺氧条件下, 葡萄糖等“食物分子”在生物细胞中产生能量的情况是不一样的, 日常生活中的一些现象可以提供说明的佐证。酵母菌是一种单细胞真核生物, 靠出芽进行繁殖。它们通常生活在有氧环境中, 也能生活在缺氧的环境中。当酵母菌被加入到面团中时, 酵母细胞一方面消耗氧气来分解葡萄糖(由面团的淀粉水解而来)并获得能量, 同时产生二氧化碳使面团发泡膨胀, 由此烤制成的面包多孔松软, 口感良好。发酵是典型的有氧细胞呼吸过程。酒的酿制与面团发酵不同, 酵母菌加入到酒坛中后, 酒坛立刻被密封形成缺氧的环境, 这时酵母菌将葡萄汁中的葡萄糖分解成酒精(乙醇)和二氧化碳。当酒精质量分数达到12%~16%时, 酵母菌就会被杀死。酵母菌在有氧和无氧两种环境下分解葡萄糖所产生的能量相差很大(图4-24)。在有氧环境中, 食物分子被充分氧化, 可产生比无氧环境更多的能量。

与酵母菌细胞相似, 人体细胞也可以通过消耗氧气从葡萄糖分子中获得能量。生物学家把细胞呼吸定义为

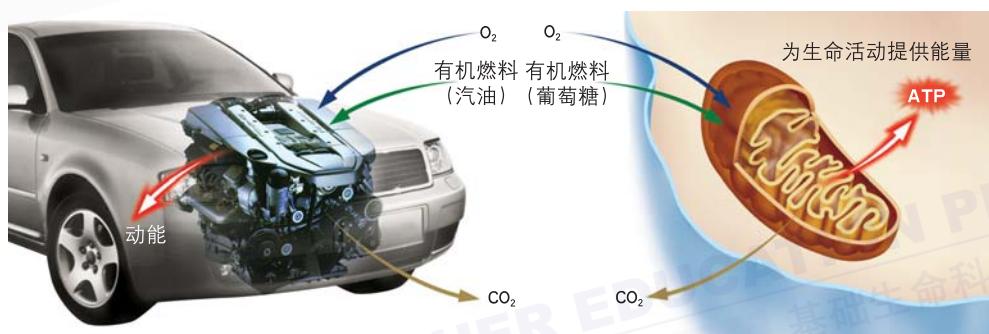


图4-23 生命活动与汽车开动一样需要能量, 它们的能量产生过程在本质上是相同的 汽车加油和人饮用含糖饮料都是为了补充有机质作为氧化反应的原料。汽车发动机利用汽油为燃料, 经过消耗氧气的氧化反应产生动能(由化学能→热能→动能), 推动汽车运动, 同时放出二氧化碳废气; 细胞中的线粒体利用葡萄糖(食物分子)为“燃料”, 经过消耗氧气的氧化反应(细胞有氧呼吸)产生ATP, 为生命活动提供能量, 这一过程同样也产生二氧化碳废气。

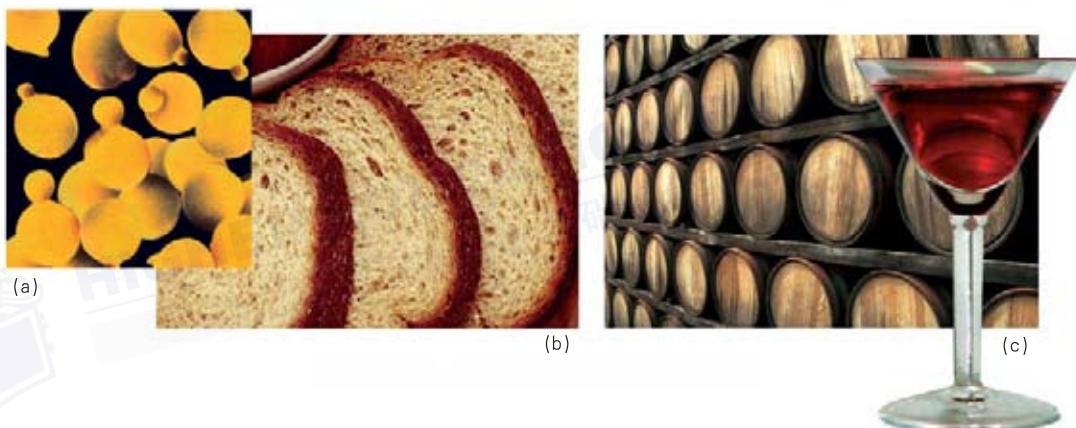


图 4-24 有氧与无氧条件下,利用酵母菌发酵生产面包和酿制葡萄酒 (a) 酵母菌。(b) 在有氧条件下,面团经酵母菌发酵后可制成松软的面包。(c) 糖液在无氧条件下经酵母菌发酵酿制葡萄酒。

生物细胞消耗氧气来分解食物分子并获得能量的过程。人们通常将呼吸理解为通过口腔或鼻腔将 O_2 吸入到肺部再呼出 CO_2 的过程。通常意义的呼吸与细胞呼吸是相互关联的。例如,当运动员做跑步运动时,吸入肺部的 O_2 被输送到血液中,血液再将其输送给肌肉细胞,肌肉细胞便利用这些 O_2 进行细胞呼吸,将由血液输送来的葡萄糖等食物分子氧化分解成 CO_2 和 H_2O ,并产生较多的能量使肌肉收缩运动,运动员便完成了跑步动作。同时 CO_2 废气又被血液运送到肺部,再经口或鼻腔排出体外(图 4-25)。当我们慢跑时,血液为肌肉细胞及时输送细胞呼吸所需

要的氧气;但是,如果做激烈奔跑运动,肌肉细胞就需要在很短的时间内分解更多的葡萄糖,从而获取更多的能量,这时会造成氧气供应不足,肌肉细胞也会像酵母菌细胞无氧呼吸一样,一部分葡萄糖分子不能充分被氧化。其结果,葡萄糖被分解成乳酸(lactic acid),而不是水和 CO_2 ,同时也快速产生较少的能量用于应急。肌肉中产生的乳酸会使我们的肌肉有酸痛的感觉(图 4-25)。

葡萄糖分子含有许多化学能,例如,10 g 葡萄糖(大约一小汤匙)就含有 167 kJ 的能量。这些能量可以维持一个成年人做 15 min 的快速跑步运动。而 1 个 ATP 分子

图 4-25 通常意义的呼吸与细胞呼吸相互关联 (a) 从口腔吸入的氧气到达肺泡后进入血液中,再以血红蛋白为载体运送到腿部肌肉,在肌肉细胞中通过细胞呼吸代谢葡萄糖等“食物分子”,产生的能量使肌肉收缩运动,反应终产物之一的二氧化碳,再以血红蛋白为载体运送到肺部呼出口腔。快跑时,如果血液不能及时输送细胞呼吸所需要的足够氧气,葡萄糖等“食物分子”在肌肉细胞中就不能彻底氧化分解,暂时生成的乳酸可造成肌肉的酸痛。(b) 慢跑时,血液可以为肌肉细胞及时输送细胞呼吸所需要的氧气。



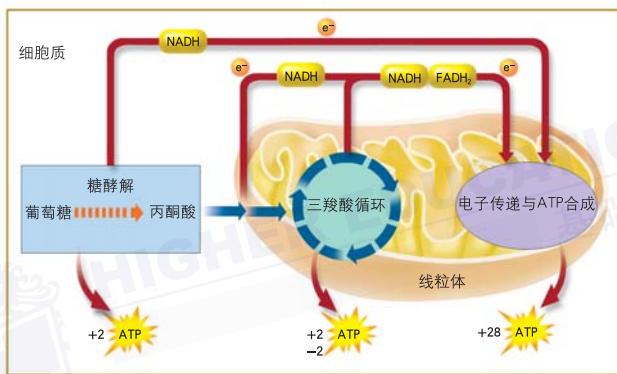


图 4-26 细胞呼吸的 3 个阶段 图中的橘红色箭头部分为细胞呼吸的第一阶段,发生在细胞质中的糖酵解阶段不需要氧参与,通过9步反应六碳糖分子被部分分解成2个三碳的丙酮酸分子。在缺氧情况下,丙酮酸可以转化成乳酸或乙醇。图中的蓝箭头部分为细胞呼吸的第二阶段,在有氧存在时,丙酮酸进入线粒体,经过Krebs多步循环反应进一步氧化成二氧化碳,放出的氢和电子转移到NADH和FADH₂中。图中的红色箭头部分为细胞呼吸的第三阶段,Krebs循环产生的这些高能中间物将电子传给电子传递链,经氧化磷酸化过程,自由能被释放合成了更多的ATP。

所含有的化学能大约只有1个葡萄糖分子的1%。这并不意味着在细胞呼吸过程中每个葡萄糖分子有氧分解可以形成100个ATP分子,实际上经过细胞的有氧呼吸,葡萄糖中大约30%~40%的能量被转化贮存在ATP中,葡萄糖分子的其他能量则被转化成热能。与汽车发动机只能将汽油化学能的15%~25%转化为动能相比,细胞呼吸的产能效率是相当高的。

二、细胞呼吸的代谢过程

细胞呼吸是由一系列化学反应组成的一个连续完整的代谢过程,每一步化学反应都需要特定的酶参与才能完成。在这一系列反应中,某一步化学反应得到的产物同时又是下一步反应的底物。为了便于学习和理解,我们根据产物的性质和反应在细胞中发生的部位,将细胞呼吸的化学过程分为糖酵解、Krebs循环和电子传递及ATP合成三个阶段来介绍(图4-26)。

第一阶段为**糖酵解**(glycolysis)阶段,发生在细胞质中。糖酵解过程包括10步化学反应(图4-27)。参与

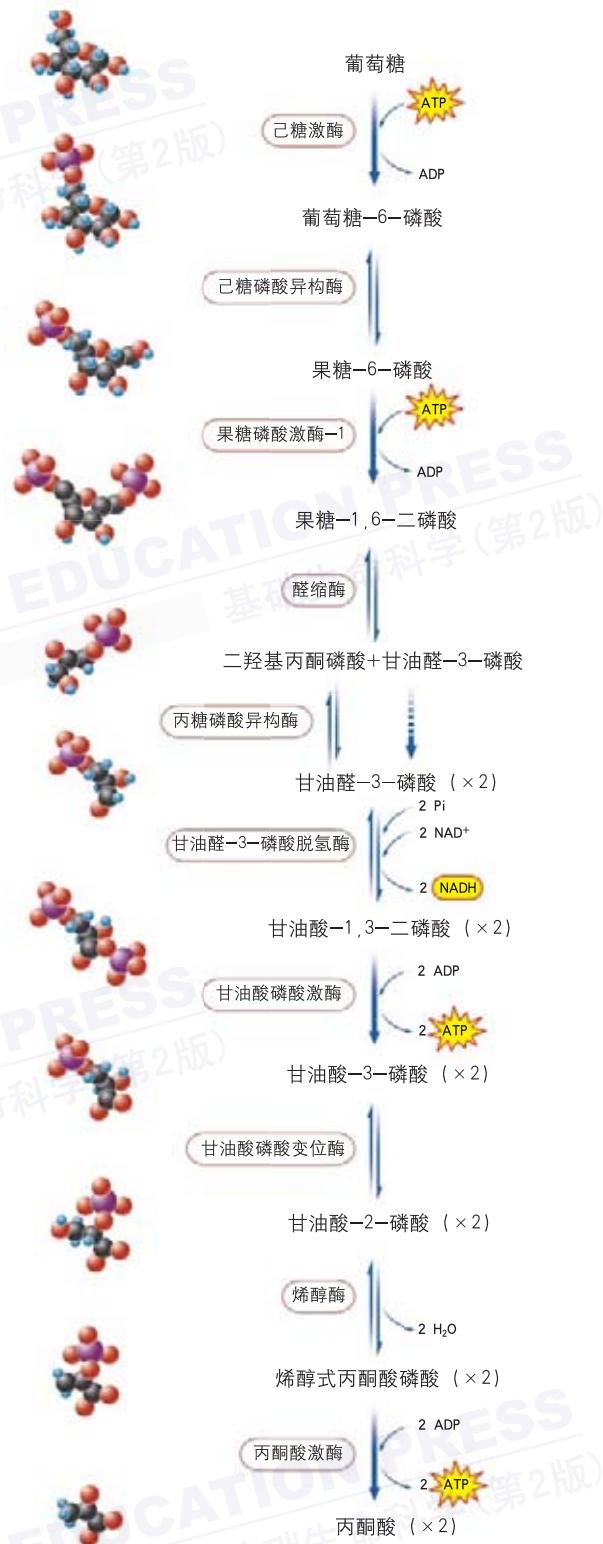


图 4-27 糖酵解阶段各步化学反应 糖酵解阶段没有氧参与,起点为一分子的葡萄糖,终点为两分子的丙酮酸,放出的少量能量以ATP的方式被贮存,产生的高能电子被留在了高能化合物NADH中。通常情况下细胞中葡萄糖可以由贮存的糖原或淀粉通过分解而产生,但葡萄糖必须在己糖激酶的催化下“活化”为葡萄糖-6-磷酸,并以此为糖酵解的启动。另外,在果糖-1,6-二磷酸被分解为2个三碳分子(二羟丙酮磷酸和甘油醛-3-磷酸)后,在下一步反应中,细胞利用了甘油醛-3-磷酸。因为二羟丙酮磷酸可以转化为甘油醛-3-磷酸,所以1分子的果糖-1,6-二磷酸的分解,产生2分子的甘油醛-3-磷酸。

糖酵解的化合物包括：①葡萄糖（“食物分子”或称“燃料分子”），②ADP和磷酸，③NAD⁺（氢的载体）。另外，在糖酵解的起始阶段还需要消耗2分子ATP来启动整个葡萄糖的代谢过程。但在糖酵解的后期共可产出4分子ATP，特别还形成了高能化合物NADH。糖酵解的最终产物是三碳的丙酮酸（pyruvate）。

在缺氧环境中生活的一些生物如酵母菌，通过糖酵解产生的ATP便能满足其代谢活动的需要；但对于大多数生物来说，还需要通过丙酮酸的进一步分解和呼吸链获得更多的能量，才能满足它们代谢的需要。

总之，糖酵解在细胞质中将1个六碳的葡萄糖分解成2个三碳的丙酮酸，这一阶段净产生2个ATP，还生成2分子NADH，糖酵解过程不需要氧参与。

第二阶段称为**Krebs循环**（Krebs cycle，又称柠檬酸循环或三羧酸循环）。Krebs循环是以生物化学家Hans

Krebs的名字来命名的，以纪念他为细胞呼吸中以柠檬酸为起点的循环反应研究所作出的贡献。Krebs循环在线粒体基质中进行。如图4-28所示，糖酵解最终形成的丙酮酸由细胞质进入到线粒体后并没有直接进入循环反应，而是首先氧化脱羧释放出1分子CO₂，剩余的二碳片段与维生素来源的辅酶A结合形成二碳的乙酰辅酶A（acetyl-CoA，中文简写为乙酰CoA），同时NAD⁺接受该反应放出的氢和电子，形成了NADH。乙酰CoA是Krebs循环中的高能“燃料分子”，在线粒体中，实际上只有乙酰CoA的乙酰基（二碳部分）与4碳的草酰乙酸（oxaloacetic acid）反应生成了6碳的柠檬酸（citrate），并开始了循环反应，CoA片段脱下后又成为上一步骤的反应物。接下来，柠檬酸继续氧化，通过9步反应，逐步脱去2个羧基碳，又形成4碳的草酰乙酸，由此完成了一轮循环。每一轮循环放出2分子CO₂和8个H，产生3分子NADH

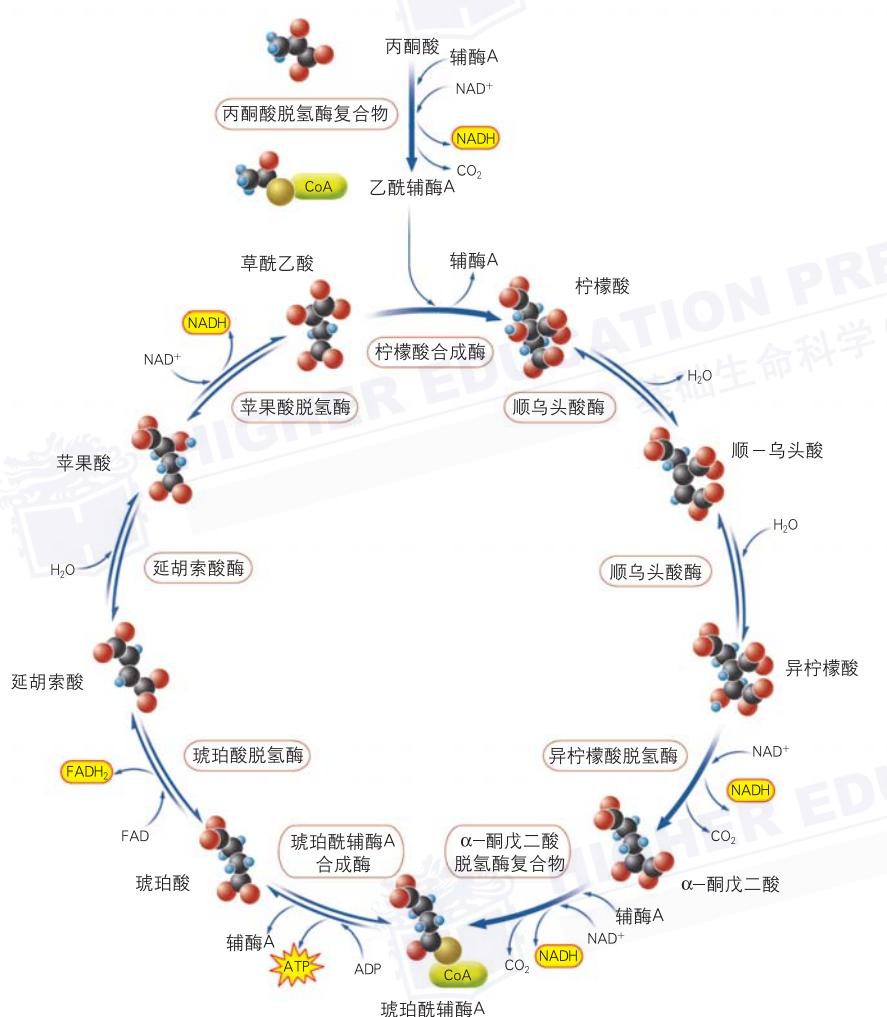


图4-28 简化的Krebs循环图解 在真核细胞的线粒体中或是在需氧原核细胞的细胞质中，辅酶A所携带的乙酰基通过一系列循环的反应被完全氧化：首先，在顺乌头酸酶催化的反应中，乙酰基结合草酰乙酸产生的柠檬酸被转化为柠檬酸的同分异构体——异柠檬酸。异柠檬酸经过氧化脱羧作用转变为α-酮戊二酸。接着，在总称为α-酮戊二酸脱氢酶复合物的三种酶所催化的多步反应中，进一步的氧化脱羧作用使得α-酮戊二酸转化为琥珀酰辅酶A。高能化合物琥珀酰辅酶A在琥珀酰辅酶A合成酶的作用下脱去辅酶A生成琥珀酸。在琥珀酸脱氢酶的催化下，琥珀酸被氧化为延胡索酸。延胡索酸酶催化一分子水加入延胡索酸形成苹果酸。最后，苹果酸被氧化为草酰乙酸。这一反应所形成的草酰乙酸此时可以又与另一个乙酰辅酶A分子结合，开始新一轮的循环。

Krebs循环的主要功能是生成细胞所需要的ATP。但事实上循环的4个氧化反应中释放出来的大部分能量是被贮存在琥珀酸脱氢酶的FADH₂及NADH中的。正是这些物质此后被分子氧进一步氧化，才通过一个偶联的过程为细胞提供了大量的能量（生成更多的ATP）。（注：在动物细胞中的琥珀酸形成反应实际可生成GTP。）

和 1 分子 FADH_2 ，还直接产生 1 分子 ATP。Krebs 循环的每一步反应同样需要相应酶的催化作用。(此处把丙酮酸氧化脱羧形成乙酰 CoA 归入在 Krebs 循环阶段，有些教科书也把丙酮酸氧化脱羧形成乙酰 CoA 作为一个独立的阶段。)

细胞呼吸第三阶段进入**氧化磷酸化**(oxidative phosphorylation)阶段，贮存于 NADH 和 FADH_2 的高能电子沿分布于线粒体内膜上的电子传递链(electron transport chain, 又称呼吸链)传递，最后到达分子氧，高能电子逐步释放的能量合成了更多的 ATP。

葡萄糖经过糖酵解和 Krebs 循环被氧化分解成 CO_2 ，产生的能量一部分直接形成了 ATP，一部分保留在 NAD^+ 和 FAD 接受高能电子后形成的 NADH 和 FADH_2 中。在细胞呼吸的第三阶段，电子传递链就是通过一系列的氧化-还原反应，将高能电子从 NADH 和 FADH_2 最终传递给分子氧，同时随着电子能量水平的逐步下降，高能电子所释放的化学能就通过磷酸化途径贮存到 ATP 分子中(图 4-29)。

电子传递链又称**呼吸链**(respiratory chain)，是典型的多酶体系。电子传递链的主要成分是在线粒体内膜上的蛋白复合物，这些复合物包含了一系列的电子传递体如 NADH 脱氢酶、黄素腺嘌呤单核苷酸 (flavin adenine

mononucleotide, FMN)、辅酶 Q、各种细胞色素 (cytochrome, Cyt) 分子等(图 4-30)。每一个电子传递体从上游(较高能量水平)的相邻电子传递体接受电子后呈还原态，当它把电子再传递给下游相邻的电子传递体时，它又转变成氧化态。分子氧是电子传递链中最后的电子受体，当电子经上述电子传递链最终传到分子氧 ($1/2 \text{O}_2$) 时，它便结合周围溶液的 2 个 H^+ 形成了细胞呼吸的最终产物 H_2O 分子。2 个电子从最上游的 NADH 经呼吸链传递到分子氧，其总能量水平下降了 222 kJ/mol，释放出的能量可形成 2.5 个 ATP(原先认为是 3 个)。2 个电子从最上游的 FADH_2 经呼吸链传递到分子氧可形成 1.5 个 ATP(原先认为是 2 个)。由于线粒体内膜上发生的磷酸化作用与氧化作用密切偶联，所以这一过程又称为**氧化磷酸化**。

三、ATP 形成及统计

生物细胞通过磷酸化作用即磷酸基团与 ADP 结合产生 ATP 分子。生物细胞有 2 种磷酸化的途径或机理，即底物水平磷酸化 (substrate-level phosphorylation) 和与电子传递系统 (electron transport system) 偶联的磷酸化。

1. 底物水平磷酸化

底物水平磷酸化机理较为简单，在磷酸化过程中，相关的酶将底物分子上的磷酸基团直接转移到 ADP 分子上。这些底物是葡萄糖分解为 CO_2 的细胞呼吸反应中形成的有关中间产物。这种转移过程的发生是由于这些带有磷酸基团的底物相当不稳定，磷酸基团与底物相连的化学键非常脆弱，在酶的作用下发生磷酸基团的转移形成了比原反应物更为稳定的新产物和 ATP 分子。例如，糖酵解中 ATP 的形成(图 4-27)都是这种底物水平磷酸化反应，Krebs 循环(图 4-28)中也有一次底物水平磷酸化。图 4-31 显示了在酶的作用下，糖酵解后期烯醇式丙酮酸磷酸转变为丙酮酸反应所完成的磷酸化过程。

与底物水平磷酸化机理相比，与电子传递系统偶联的磷酸化及其机理要复杂得多，它涉及到质子的跨膜运输等。

2. 化学渗透

1961 年，英国科学家 Mitchell 提出了**化学渗透学说**(chemiosmotic theory)，解释了线粒体内膜上电子传递过程中氧化磷酸化及 ATP 形成的机理，Mitchell 由此荣获

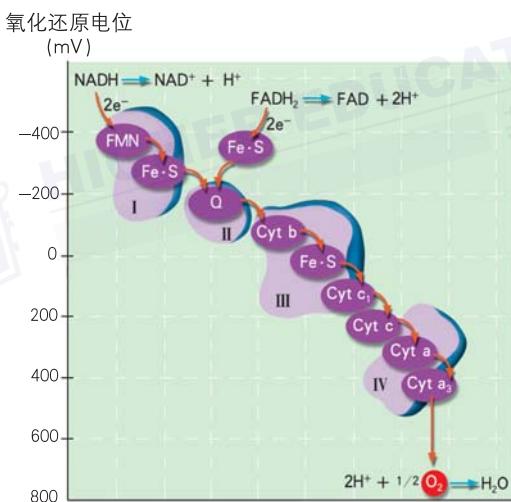


图 4-29 线粒体内膜上的电子传递链组成成分及氧化-还原电位
通过催化多步电子传递转移(氧化-还原)反应，NADH 和 FADH_2 的电子最终被传递给分子氧，生成 H_2O 。 2e^- 从 NADH 转移到 $1/2 \text{O}_2$ ，有 1.14 V 氧化-还原电位差。1 mol NADH 通过呼吸链可产生 219.1 kJ 自由能。如果 NADH 或 FADH_2 不经过呼吸链直接被氧化，释放的能量就无法被生物利用。

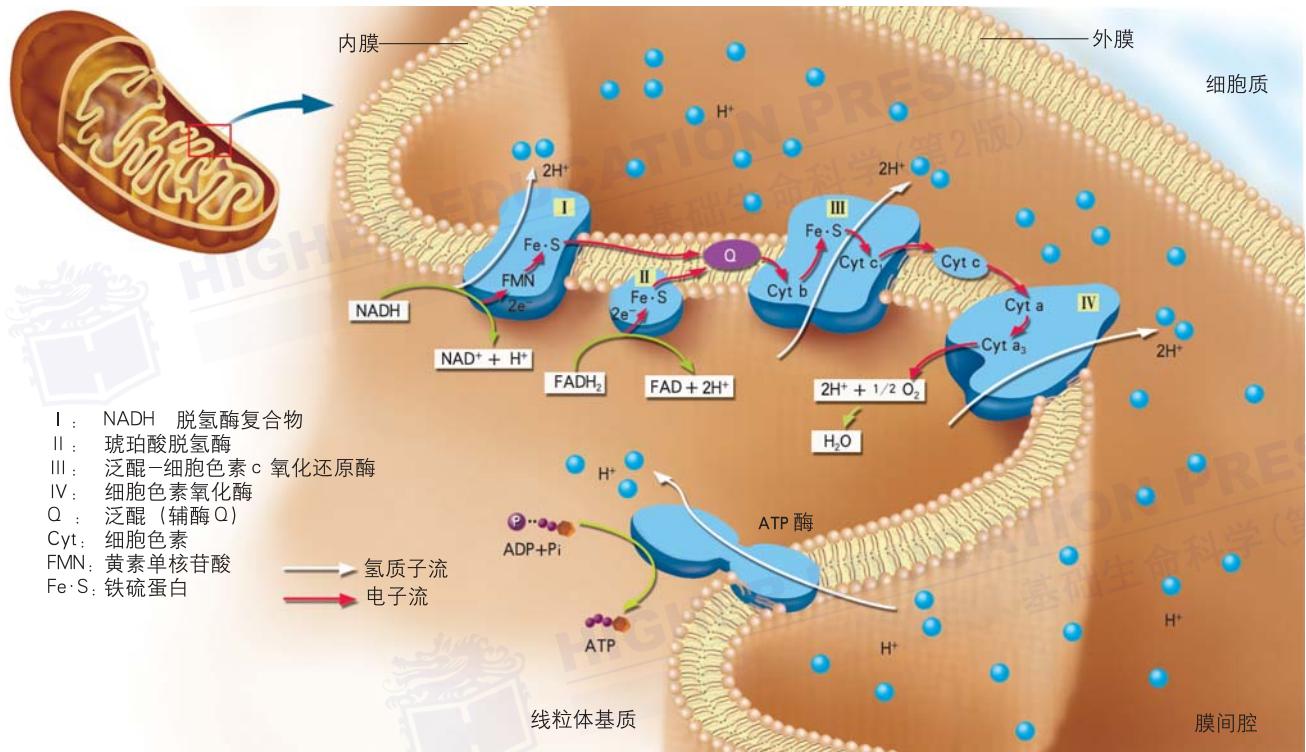


图 4-30 呼吸链 呼吸链酶系是由结合在内膜上的许多酶和其他分子所组成，承担电子传递作用，故又称电子传递链。这些电子载体组成依次为 NADH 脱氢酶（以黄素单核苷酸 FMN 为辅基），铁 - 硫蛋白，辅酶 Q，细胞色素 b，细胞色素 c₁，细胞色素 c，细胞色素 a，细胞色素 a₃。除辅酶 Q 以外，其余皆为蛋白质。通过呼吸链，电子由 NADH 传递给分子氧。这一系列放能反应与 ATP 的合成反应偶联。线粒体内膜的电子载体精确的空间取向使电子以最大的效率从一个载体传递到下一个载体。注：最近的研究表明，呼吸链酶系中，复合物 II（琥珀酸脱氢酶）是跨膜蛋白，本图仍沿用了以前的未跨膜形式。

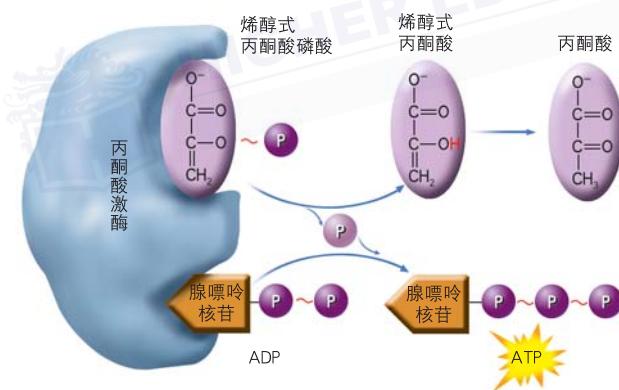


图 4-31 底物水平磷酸化 烯醇式丙酮酸磷酸中，氧与磷酸基团间的化学键不稳定，在丙酮酸激酶的作用下，烯醇式丙酮酸磷酸上的磷酸基团为 H 取代，产生烯醇式丙酮酸并最终生成了丙酮酸，而脱去的磷酸基团与 ADP 结合，生成 ATP，同时高能电子及其能量由烯醇式丙酮酸磷酸转移到 ATP 分子中。

了 1978 年的诺贝尔奖。Mitchell 的化学渗透学说可简单表述如下：当线粒体内膜上的呼吸链进行电子传递时，电子能量逐步降低，促使从 NADH 脱下的 H⁺穿过内膜从线粒体的基质进入到内膜外的膜间腔中，造成跨膜的质子梯度 (proton gradient)，即膜内外的质子浓度差。紧接着导致化学渗透发生，即质子顺浓度梯度从外腔经内膜通道 (ATP 合成酶) 返回到线粒体的基质中，在 ATP 合酶 (ATP synthase) 的作用下，所释放的能量使 ADP 与磷酸结合生成了 ATP (图 4-32)。由于每 2 个质子穿过线粒体内膜所释放的能量可合成接近 1 个 ATP，而 1 个 NADH 分子经过电子传递链后，可积累 6 个质子，因此共可生成 2.5 个 ATP 分子；而 1 个 FADH₂ 分子经过电子传递链后，可积累 4 个质子，共可生成 1.5 个 ATP 分子。

3.1 分子葡萄糖彻底氧化分解所形成的能力统计

1 个葡萄糖分子经过细胞呼吸氧化分解，生成了 CO₂ 和 H₂O，经过上述的糖酵解、Krebs 循环和电子传递及

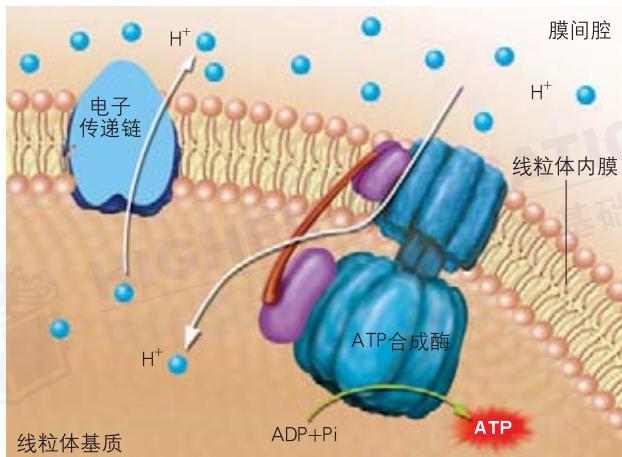


图 4-32 Mitchell 的化学渗透学说 在线粒体内膜上电子传递过程中电子能量降低时, 质子过膜从线粒体基质进入内膜外的膜间腔中, 从而造成质子浓度梯度, 即膜外的氢离子浓度高于膜内的氢离子浓度, 导致了 pH 差和电位差的形成。质子浓度梯度的存在意味着势能的存在, 于是质子顺梯度从外面经内膜通道 (ATP 合成酶) 而折回线粒体基质中, 所释放的能量即用来产生 ATP。即跨膜的氢离子浓度梯度的势能驱动了氧化磷酸化反应来合成 ATP。

ATP 合成 3 个连续阶段所产生的 ATP 统计如下 (图 4-33):

在糖酵解阶段 (发生在细胞质中), 底物水平磷酸化产生 4 分子 ATP, 已糖分子活化消耗 2 分子 ATP, 糖酵解阶段的脱氢反应产生 2 分子 NADH, 经过电子传递链生成 5 个 ATP; 由于糖酵解阶段产生于细胞质中的 2 个 NADH 进入呼吸链时按甘油磷酸穿梭 (glycerol phosphate shuttle) 途径穿过线粒体膜需要消耗 2 分子 ATP, 因此糖酵解阶段合计积累 5 个 ATP。

Krebs 循环阶段 (发生在线粒体中), 底物水平磷酸化产生 2 分子 ATP。脱氢反应 (包括丙酮酸生成乙酰辅酶 A 的反应) 产生 8 分子 NADH 和 2 分子 FADH₂, 8 分子 NADH 经过电子传递链生成 20 个 ATP, 2 分子 FADH₂ 经过电子传递链生成 3 个 ATP, 因此 Krebs 循环阶段净积累 25 个 ATP。

经过糖酵解阶段和 Krebs 循环阶段, 1 分子葡萄糖通过有氧呼吸共形成 30 个 ATP。图 4-33 总结了 1 分子葡萄糖经过细胞有氧呼吸产生 ATP 的部位和数量。

四、其他营养物质的氧化分解和代谢

一般情况下, 一个成年人每天摄入的“食物分子”经过细胞呼吸形成的 ATP, 可提供大约 9 200 kJ 的能量, 这

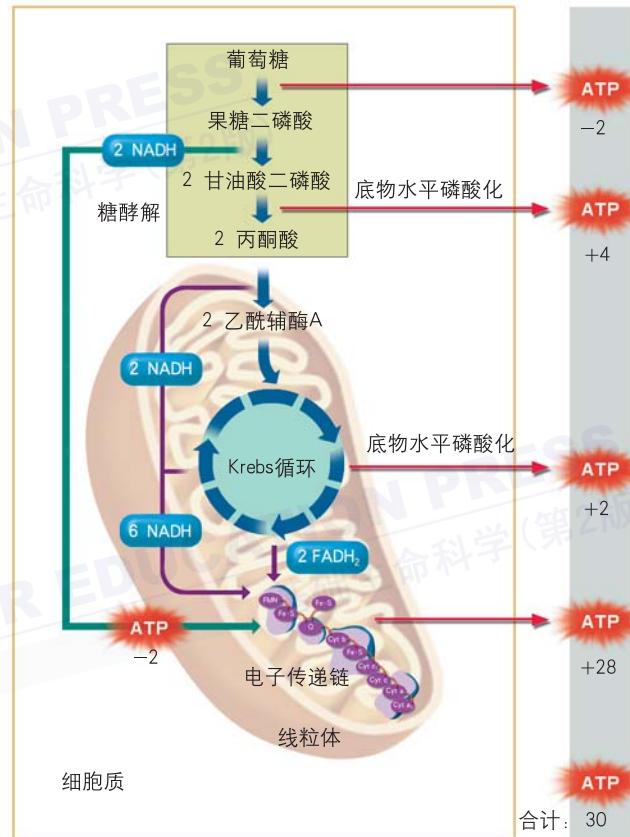


图 4-33 1 分子葡萄糖经过细胞有氧呼吸产生 ATP 的部位和数量
细胞产生 ATP 的统计 (+ 表示产生, - 表示消耗):

糖酵解:

底物水平磷酸化	+4ATP (细胞质)
已糖分子活化	-2ATP (细胞质)
2 分子 NADH 可生成	+5ATP (线粒体)
2 分子 NADH 进入线粒体	-2ATP (线粒体膜)

Krebs 循环:

底物水平磷酸化	+2ATP (线粒体)
8 分子 NADH 可生成	+20ATP (线粒体)
2 分子 FADH ₂ 可生成	+3ATP (线粒体)
总计生成:	+30ATP

些能量可基本满足一个成年人一天活动的需要。地球上几乎所有的生命都直接或间接地从太阳获取所需要的能量。植物通过光合作用将无机物转变为有机物, 这些有机物可作为食物分子, 直接或间接地为植物本身和其他动物提供细胞呼吸所需要的“燃料”(图 4-34)。生命就是这样不断地依赖于外部能量的输入, 生命不息, 代谢不止, 演绎着个体发育和系统进化的历史。

为了便于理解, 我们总以葡萄糖为例来讨论细胞呼吸和能量的收获, 但在我们的食物中, 很少有游离的葡萄糖单体存在。我们每天摄入的用以产生能量的食物主



图4-34 “食物分子”是细胞呼吸的“燃料” 各种食物包括粮食、蔬菜、瓜果、肉类等都含有丰富的糖类、脂肪、蛋白质等“食物分子”，它们都可以是细胞呼吸的“燃料”分子，通过细胞内特定的代谢途径，经氧化分解后为生命活动提供能量和生物大分子合成的原料。

要是淀粉、脂肪和蛋白质，而细胞不能直接从淀粉、蛋白质或脂肪中获得能量，这些生物大分子需要经过**消化作用** (digestion) 生成单体小分子的葡萄糖、氨基酸或脂肪酸等。消化作用常常发生在细胞外，而不是在细胞质内，它是一种在酶作用下的水解过程。哺乳动物和人

体中的消化主要发生在口腔和胃中。口腔中有唾液，胃酸和胃蛋白酶原是胃液最主要成分，在唾液、胃酸和胃蛋白酶的共同作用下，食物中的淀粉、脂肪、蛋白质先局部消化。淀粉先消化成寡聚糖，脂肪初步消化成为脂肪微粒，蛋白质可被初步消化为蛋白胨。以后，胰腺和小肠分泌消化酶把食物分解成细胞能氧化分解的单体成分：淀粉分解成葡萄糖，蛋白质分解成氨基酸，脂肪分解成脂肪酸和甘油。通过小肠的消化和吸收，这些小分子单体再进入细胞中被进一步氧化分解，同时产生能量。另外，某些细菌和真菌可以分泌出水解酶类，将其周围的食物大分子水解为单体小分子，这些小分子再被吸收到细菌和真菌的细胞内完成氧化分解，产生出能量。

许多食物如大豆，除了含多糖外，还含有丰富的蛋白质和脂肪，消化水解后的氨基酸与脂肪酸也都可以经过氧化分解为细胞提供能量，它们的氧化都是先转变为某种中间产物，然后进入糖酵解或Krebs循环(图4-35)。

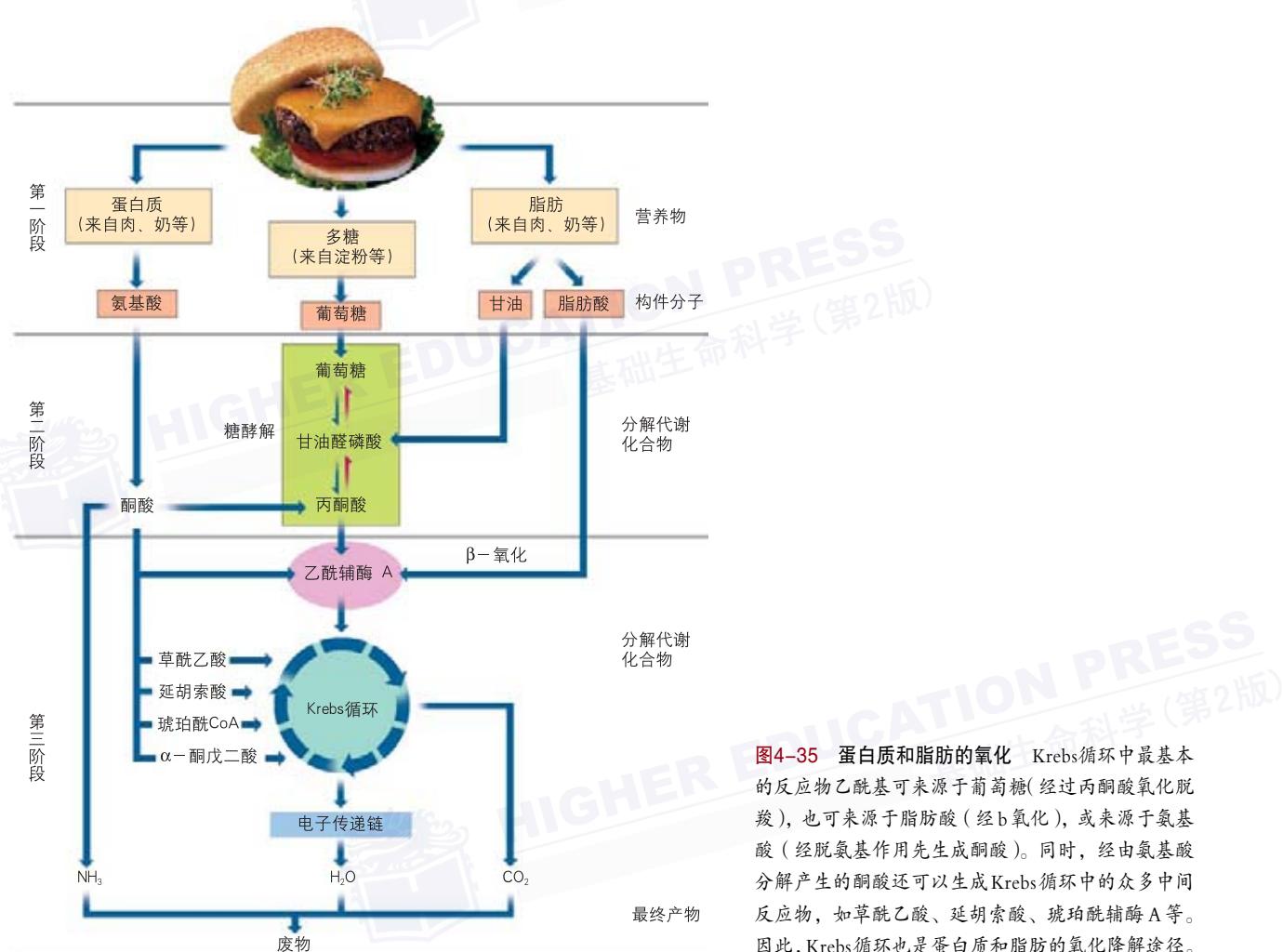


图4-35 蛋白质和脂肪的氧化 Krebs循环中最基本的反应物乙酰基可来源于葡萄糖(经过丙酮酸氧化脱羧)，也可来源于脂肪酸(经 β 氧化)，或来源于氨基酸(经脱氨基作用先生成酮酸)。同时，经由氨基酸分解产生的酮酸还可以生成Krebs循环中的众多中间反应物，如草酰乙酸、延胡索酸、琥珀酰辅酶A等。因此，Krebs循环也是蛋白质和脂肪的氧化降解途径。

氨基酸经过脱氨变成 Krebs 循环中的有机酸，脂肪酸可以与辅酶 A 结合氧化生成乙酰辅酶 A 而进入 Krebs 循环，甘油则可以转变为磷酸甘油醛进入糖酵解过程。由于脂肪富含更多的氢原子和能量，1 g 脂肪氧化产出的 ATP 可以是 1 g 淀粉氧化产出 ATP 的 2 倍。

生物的新陈代谢包括有机质的分解与合成及能量的产生与消耗两方面。由细胞呼吸产生的代谢产物及能量又可被利用来合成生物大分子并进一步形成细胞的结构成分。例如，由食物分解产生的氨基酸可以再被合成为细胞中的蛋白质；糖酵解和 Krebs 循环过程中的一些中间代谢产物也可为细胞成分的生物合成以至细胞、组织和生物体的构成提供原料（图 4-36）。同时由细胞呼吸产生的能量（ATP）又在生物大分子及细胞结构成分的合成过程中被利用。如此满足了细胞生长与分裂、组织

与器官的形成、生物个体的生长与发育的需要。

通过本节学习，我们认识到，一方面，“食物分子”的氧化分解即细胞呼吸过程可捕获能量；另一方面，食物分子的分解又为生物大分子的合成及细胞、组织和生物体的组成提供原料。正是由于这两方面的作用和联系，为生命的代谢活动及保持高度有序的状态提供了保证。

第五节 光合作用

万物生长靠太阳，地球上所有的生命最终都靠太阳提供能量。太阳光经过一亿六千万千米的长途跋涉到达地球，植物捕获和利用太阳能，将无机物（ CO_2 和 H_2O ）合成为有机物，并放出氧气，即将太阳能转化为化学能并贮存在葡萄糖和其他有机分子中，这一过程称为光合作用（图 4-37）。植物光合作用除了给自然界提供食物和化石燃料外，光合作用过程中产生的氧气也是无数多细胞和单细胞生物进行呼吸活动所必需的。光合作用包括了光吸收、能量传递、电子传递及糖类的合成等一系列复杂的反应。

一、光合自养生物、叶绿体和光合膜

光合自养生物是生物圈（biosphere）的生产者；动物和真菌等直接或间接以光合自养生物为生，它们是生物圈的消费者。实际上，植物并不是地球上唯一的生产者，光合自养生物可以分布在陆地、沙漠、海洋和湖泊等多种环境之中，它们的种类很多，如高大的橡树、旱生的仙人掌、海洋中的长达几百米的巨藻和湖泊中的绿藻等藻类生物，还有蓝细菌和其他光合细菌等。人们最为常见的光合自养生物是陆地上的植物。

植物的光合作用过程都是在叶绿体中进行的，因此，我们首先来认识叶绿体的基本构造（图 4-38）。

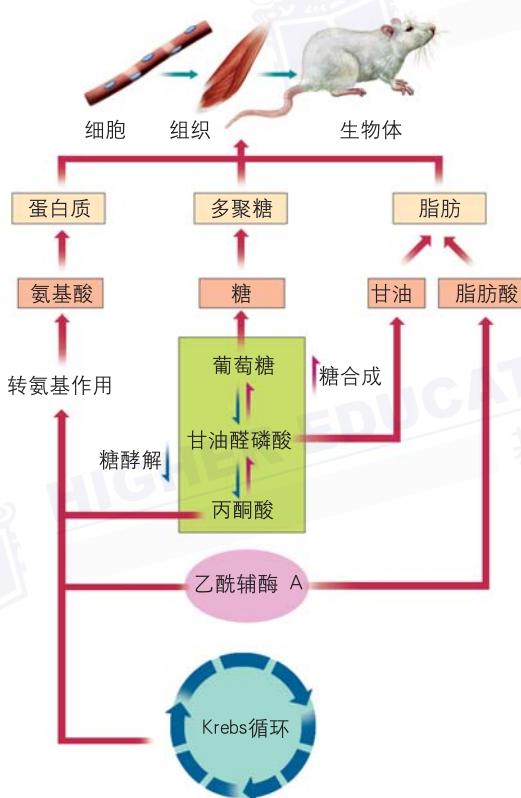


图 4-36 营养物质的分解可提供生物大分子合成的原料 “食物分子” 分解形成的各类小分子单体如单糖、甘油、脂肪酸等都可以用来合成多聚糖、脂类和蛋白质等，进而成为细胞、组织乃至生物体的结构成分。例如，Krebs 循环不仅是一种降解递能途径，其过程的中间产物是氨基酸的重要的前体。同时，乙酰辅酶 A 和糖酵解阶段的终产物丙酮酸在转氨基作用下都可以生成氨基酸，进而合成蛋白质等生物大分子。

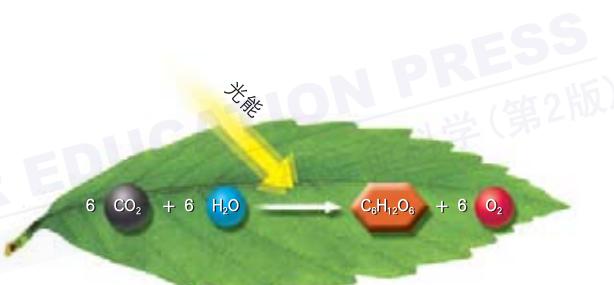


图 4-37 光合作用的化学表达

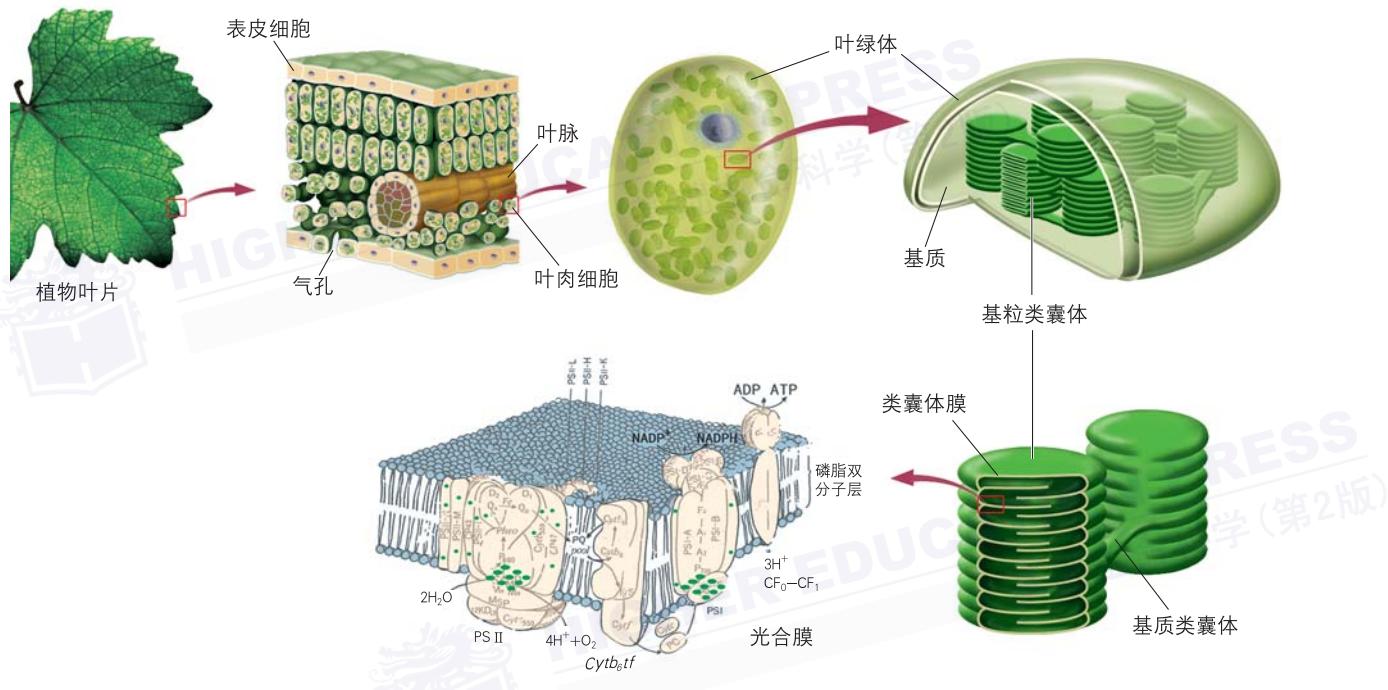


图 4-38 植物叶片、叶绿体和光合膜的基本结构 叶片的上下两层表皮之间是叶肉细胞和叶脉。叶肉细胞含有许多扁圆的叶绿体。它的外表是双层膜结构，内部有类囊体组成的基粒和致密液体（基质）。基粒有着明显的片层结构，如同一堆堆叠着的钱币或双层空心扁平的囊，其中每一个扁平的囊（密封膜结构）称为类囊体，类囊体腔内是水溶液。类囊体膜又称为光合膜，叶绿素则分布在类囊体膜上。类囊体膜还分布着许多电子递体，如质子醌，蛋白质，细胞色素等。类囊体膜是光合作用光反应的场所。

植物体所有绿色的部分都有叶绿体。对于大多数植物来说，叶片所含有的叶绿体最多，是光合作用最主要的地方。在每平方厘米叶片范围，大约可分布 50 万个叶绿体。这些叶绿体主要分布于叶片的叶肉（mesophyll）细胞中。叶片下表皮上的气孔控制着 CO_2 和 O_2 进出，平行或纵横交错的叶脉（vein）是叶片输入水分、矿物质和输出光合作用产物的通道。植物根部吸收的水分进入叶脉输送到叶肉细胞中，叶脉还可将光合作用的产物——糖类等输出到植物的根部或其他部位。

叶片中典型的叶肉细胞大约有 30~40 个叶绿体。每一个叶绿体的形状类似于一个凸透镜，直径为 2~7 nm。叶绿体外包被是双层生物膜，膜内含有称为基质（stroma）的致密液体，悬浮分布于基质中的是一些膜系统，它们是一系列排列整齐的扁平囊状结构称之为类囊体（thylakoid）。部分类囊体相互垛叠在一起像一摞硬币，称为基粒（grana），这些类囊体又称为基粒类囊体（grana-thylakoid）。暴露于基质中连接基粒的膜系统称为基质类囊体（stroma-thylakoid）。组成类囊体的膜结构是一个彼此相通的复杂膜系统，光合作用的色素、光系统和

电子传递链都位于类囊体膜（thylakoid membrane）上，这些膜又被称为光合膜（photosynthetic membrane）。光合膜是植物利用光能进行光反应最重要的场所。图 4-38 逐级放大地显示了植物叶片至光合膜的基本结构。

二、光的性质与叶绿素

分析了叶绿体的结构后我们再来认识光的性质。光是一种电磁波，具有能量。光具有粒子性质，又称为光子（photon）。光子的能量与其波长成反比，在可见光区，紫光波长最短，能量最大；红光波长较长，能量较小。一束日光经过棱镜折射，可形成连续不同波长的可见光，可见光的电磁谱也称为可见光谱（图 4-39）。

光子照射到某些生物分子上时，可以使其某原子中的电子跃迁到更高的能级水平上，即生物分子处于激发态（excited state）。激发态的生物分子是不稳定的，接下来有两种发展途径，一条途径是电子再回到基态，即回到原来的近核轨道的低能量状态，同时能量以热或者荧光方式耗散出去；另一条途径是失去电子，而本身被氧化，带有正电荷，接受其电子的另一个生物分子则被

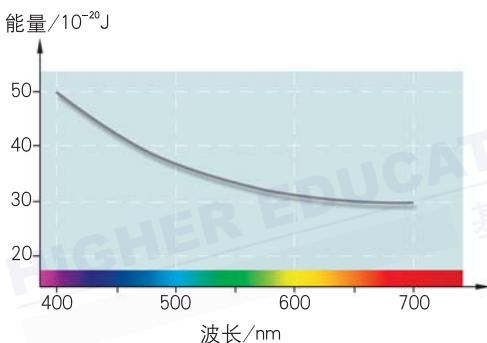


图4-39 可见光的电磁谱 可见光谱只代表整个电磁谱的一小部分，其波长范围大约为380~760 nm。可见光的能量可以被植物光合作用所利用。

还原。叶绿素分子就是一种可以被可见光激发的色素分子，在光子驱动下发生的得失电子反应是光合作用过程中最基本的反应（图4-40）。

色素是一种可以吸收可见光的物质，涉及光合作用最关键的色素是叶绿素。日光是由波长380~760 nm的光组成的混合光，当日光照射到植物的叶绿素分子上时，其他波长的可见光基本都被叶绿素吸收了，唯独大部分绿光不能被吸收而反射出来，所以我们看见的植物是绿色的。

叶绿素分子是由碳和氮原子组成的具有较复杂结构的卟啉环（porphyrin ring）与叶醇（phytol）侧链相连接的化合物，排列在类囊体表面的叶绿素分子靠叶醇侧链插入到类囊体膜中（图4-41）。叶绿素卟啉环结构与红细胞中的血红素基本相同，只是叶绿素分子中心4个吡咯环上与氮原子相连接的是一个镁原子，而不是铁原子。叶绿素是一个大的共轭分子，由于配对键结构的共振，

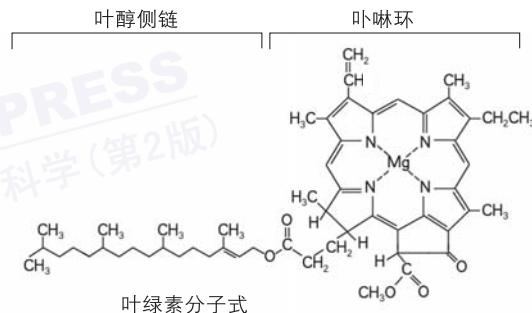


图4-41 叶绿素分子的化学结构 叶绿素分子含有4个吡咯环，它们和4个甲烯基连接成1个大的卟啉环。镁原子居于卟啉环中央。另外还有1个含羧基和羧基的副环。含20个碳的叶醇侧链以酯与吡咯环侧键上的丙酸相结合。叶绿素通常都与蛋白质结合，叶绿素-蛋白质复合物插入在类囊体膜上。

被光激发后，其中双键被还原或分子结构丢失1个电子，都会改变其能量水平。光合作用的色素主要包括叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素（carotenoid）、藻胆素（phycobilin，为蓝细菌与红藻特有）等，其中叶绿素a是启动光反应的主要色素，其他色素主要起捕捉和转递光能的作用。

分光光度计是用来测定色素或化学物质对不同波长的光吸收能力（吸收光谱）的一种仪器。用其测定叶绿素

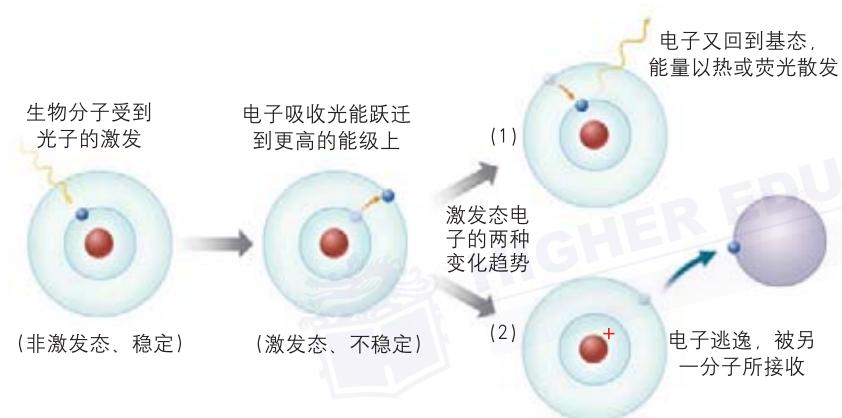


图4-40 光与原子或分子间的相互作用 当一个原子或分子中的某原子受到光的激发，在光子能量的驱动下，其电子可跃迁到离原子核更远的轨道上处于高能量水平的激发态。如果该电子又回到原来低能量水平的轨道，一部分能量便可以荧光或热的形式释放；如果存在另一个合适的电子受体（原子或分子），该电子便可能逃逸到电子受体上。这种在光能驱动下的得失电子反应即是典型的氧化-还原反应。即得电子的受体被还原，失电子的供体被氧化。

的吸收光谱 (absorption spectrum) 显示, 叶绿素a和叶绿素b的吸收光谱中均有两个吸收高峰, 表示在红光区和蓝光区吸收较强, 而在绿光区则几乎没有吸收(图4-42)。

叶绿素的吸收光谱只说明了该色素的基本光学特性, 但不能告诉我们哪些波长的光对叶绿素的光合作用效果最好。在不同波长光的作用下的光合效率又称为**作用光谱** (action spectrum)。早在一百多年前即1883年, 德国生物学家T. W. Engelmann巧妙地利用一段称为水绵 (*Spirogyra*) 的丝状绿藻获得了叶绿素的作用光谱。在水绵的丝体细胞表面都含有几条螺旋带状的叶绿体, Engelmann知道这些丝状藻的光合作用一定会产生氧气, 氧气产生的多少与光合作用效率成正比。于是他把一些好氧并可以游动的细菌放在一条丝状藻的溶液中, 然后

将棱镜产生的连续不同波长的光投射到一段绿藻丝体上。这时, 他惊奇地发现, 这些好氧细菌都向着红光和蓝光区域聚集, 自然地得出了叶绿素的作用光谱 (图4-43), 这个作用光谱与叶绿素的吸收光谱非常相近。

三、光系统与光反应

在光合作用过程中, 叶绿素分子是如何捕获光能, 将无机物 (CO_2 和 H_2O) 合成为有机物, 即将太阳能转化为化学能并贮存在葡萄糖分子中的呢? 为了便于理解光合作用的机理, 整个光合作用被分为**光反应** (light reaction) 和**暗反应** (dark reaction) 两大部分。光反应发生在类囊体膜上, 当叶绿素和其他色素分子吸收光能时, 光反应便发生了。暗反应发生在叶绿体的基质中, 暗反应是不

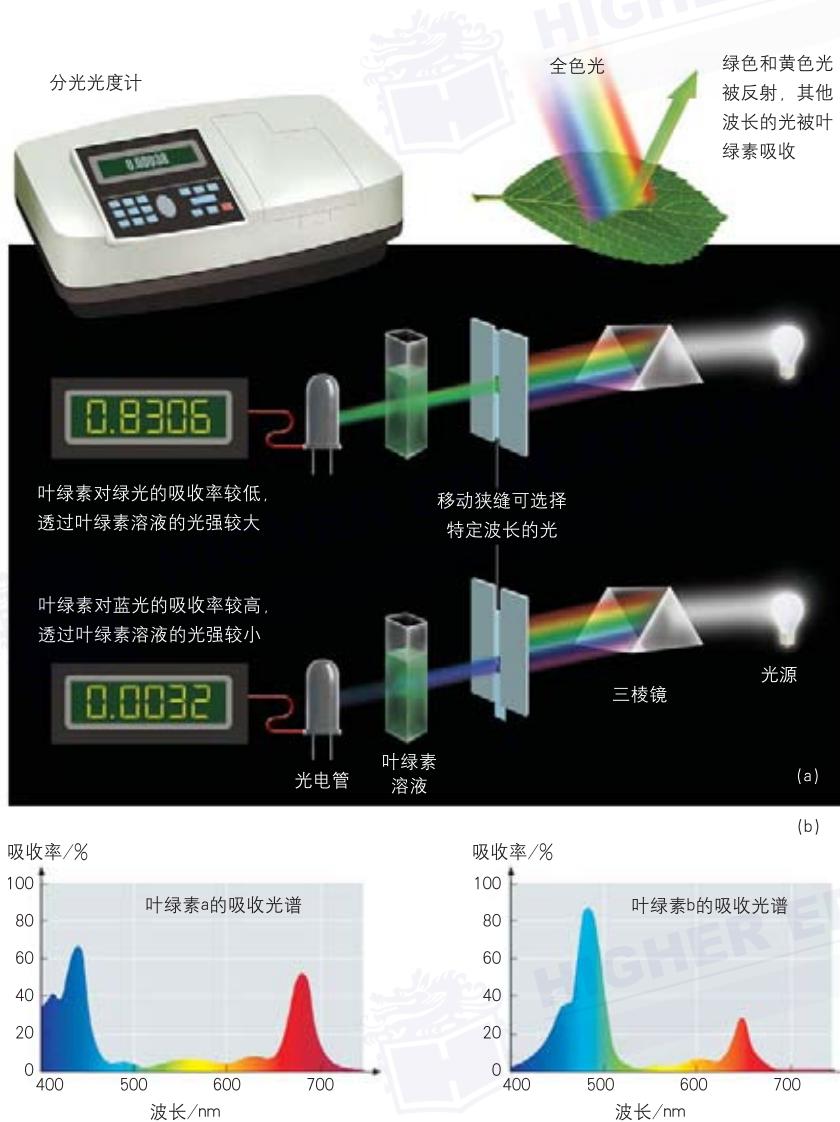


图 4-42 用分光光度计测定叶绿素分子的吸收光谱 (a) 分光光度计及测定原理。三棱镜对白炽灯发出的白光进行折射, 将不同波长的光分开, 然后移动狭缝选择特定波长的光, 使选择的光照射到叶绿素溶液, 最后, 经过叶绿素的吸收, 用光电管来检测叶绿素对这种光的吸收程度。(b) 叶绿素a和叶绿素b的吸收光谱。两种叶绿素对绿光吸收率较低, 对红蓝光的吸收率则较高。

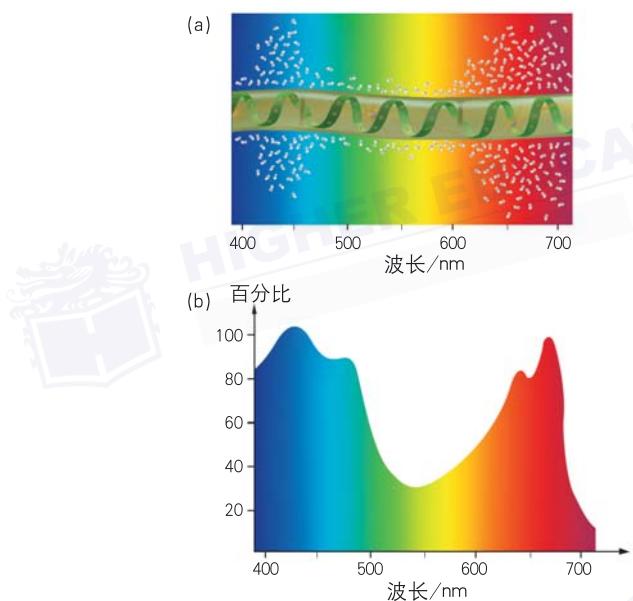


图 4-43 检测叶绿素作用光谱的巧妙实验 (a) 图中的白点代表好氧性细菌。好氧性细菌分布密度越大，反映该光波长处氧气浓度高，说明了该处光合作用效率高。(b) 叶绿素的作用光谱。

需要光的反应（图 4-44）。为了较好地把握光合作用的机理，我们先介绍光系统和光反应，然后再了解暗反应与葡萄糖的形成过程。

1. 光系统

在类囊体膜上由叶绿素分子及其蛋白复合物（protein complex）、天线色素系统（antenna complex）和电子受体（electron receptor）等组成光系统（photosystem）。一般植物的光反应由 2 个光系统及电子传递链来完成，每个光系统含有 200 ~ 300 个叶绿素分子。

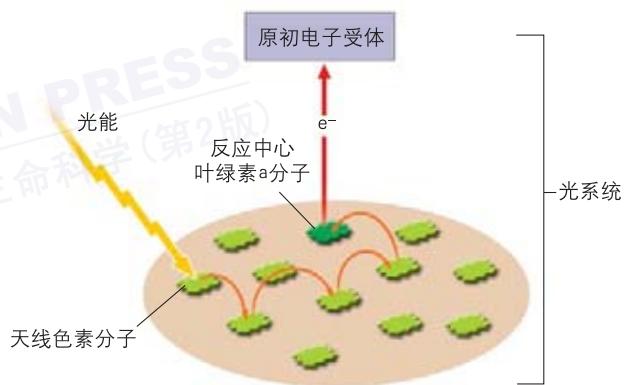


图 4-45 光系统中的天线色素将捕获的光能传递给光反应中心色素分子 当适当波长的光照射到类囊体膜上时，光能首先被胡萝卜素、叶绿素 b 等天线色素分子捕获吸收并在这些色素分子之间传递，最后传递到反应中心色素分子（叶绿素 a），启动了电子和氢质子的转移。

光系统 I (PSI) 含有被称为“P₇₀₀”的高度特化的叶绿素 a 分子，它在红光区的 700 nm 具有吸收高峰；光系统 II (PSII) 则含有另一种被称为“P₆₈₀”高度特化的叶绿素 a 分子，它在红光区的 680 nm 具有吸收高峰。P₇₀₀ 和 P₆₈₀ 又称为光反应中心叶绿素分子，光反应中心 (reaction center) 除了 P₇₀₀ 和 P₆₈₀ 外，还有一些与这些色素分子结合的光反应中心蛋白，如光系统 II 反应中心有 D1 和 D2 蛋白，光系统 I 反应中心有 PSAA 和 PSAb 蛋白等等。在两个光系统中的其他色素如叶绿素 b、胡萝卜素等都作为天线色素吸收或捕获太阳能，并将太阳能传递给 P₇₀₀ 和 P₆₈₀（图 4-45）。光系统 I 和光系统 II 则通过电子传递链相连接。

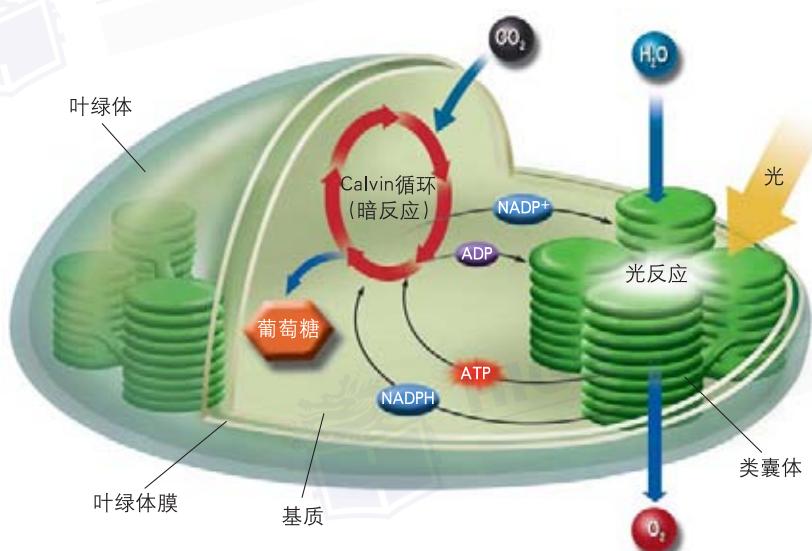


图 4-44 光合作用中的光反应和暗反应 光合作用分为光反应和暗反应两大部分。光反应，主要是发生在类囊体膜上的光能吸收、传递和转换过程，水被裂解造成电子和氢质子的转移同时有氧气放出，ADP 和 NADP⁺ 被转变生成 ATP 和 NADPH，即光能转化成为贮存在 ATP 和 NADPH 中的化学能。暗反应发生在叶绿体基质中，主要是活跃的化学能转变为稳定的化学能的过程。即利用光反应生成的 NADPH 和 ATP，经过碳同化的循环反应将二氧化碳固定生成葡萄糖。

2. 光能传递和电子传递链

当光系统的天线色素复合物吸收或捕获太阳能并把光能传递到两个光系统反应中心时, P_{700} 和 P_{680} 分子的自由能便增加了, 被激发的 P_{700} 和 P_{680} 是高度不稳定的, 它们快速地放出高能电子。在类囊体膜上, 光系统 I 和光系统 II 组成了线性非循环电子传递链 (noncyclic electron flow)。当光系统 I 中 P_{700} 被光能激发, 便将其高能电子贡献给原初电子受体 (primary electron acceptor), 再传给铁氧还蛋白 (ferredoxin, Fdx), 在 $NADP^+$ 充足的情况下, 在铁氧还蛋白-铁氧还蛋白 $NADP^+$ 还原酶 (FNR) 参与下, 又将电子传递给最终电子受体 $NADP^+$, 同时一个氢质子被结合形成还原型的 NADPH, NADPH 以后在暗反应中被用于固定 CO_2 。这时, 由于光系统 I 中的 P_{700} 失去了电子造成电子空穴, 称为氧化型的 P_{700} , 它不可能再被光能激发产生高能电子。但同时光系统 II 的反应中心 P_{680} 分子受光激发, 放出的高能电子传递给原初电子受体并进一步沿线性的电子传递链经质体醌 (plastoquinone, PQ)、细胞色素 b_6-f 复合物 (cytochrome b_6-f complex, Cytb₆-f) 和质体蓝素 (plastocyanin, PC) 传递到 P_{700} , 填充了 P_{700} 的电子缺失, 于是 P_{700} 便可以再一次被光激发, 继续进行光反应。在光的驱动下, 电子在类囊体膜上由光系统 II 流向光系统 I 过程中电子能量逐渐下降, 这些能量被用于将氢质子从类囊体的外侧基质转移到类囊体的内腔中, 由此造成了跨膜的质子梯度,

导致了 ATP 的形成 (参见上一节介绍的化学渗透学说理论)。这一过程被称为非环路的光合磷酸化 (图 4-46)。那么在光系统 II 中被激发后失去电子的 P_{680} 分子如何再生呢? 原来强氧化态的 P_{680} 分子可以使水裂解放出电子, 以填补 P_{680} 的电子空穴, 氧气同时从水中被释放出来, 所形成的质子被提供给最终电子受体 $NADP^+$, 形成还原型的 NADPH (图 4-46)。1937 年, 英国植物学家 R. Hill 利用离体叶绿体的悬浮液与高铁盐混合并光照, 才发现氧气是水分子被光解而释放的。四年后, S. Ruben 及其同事们利用氧的同位素 $^{18}O_2$ 验证表明, 光合作用产生的全部氧气都来自水, 而不是 CO_2 。人们将叶绿体在光下所进行的水分解, 并释放氧气的反应称为 **希尔反应** (Hill reaction)。

除了连接光系统 II 和光系统 I 的线性电子传递链 (又称为非循环电子传递途径) 以外 (图 4-47a), 在光系统 I 中, 由 P_{700} 放出的高能电子还有另一种 **循环电子传递途径** (cyclic electron flow), 即高能电子沿原初电子受体、铁氧还蛋白、细胞色素 b_6-f 复合物、质体蓝素再回到氧化型的 P_{700} 分子, 使其又还原到基态。当高能电子沿一个电子受体向另一个电子受体传递时, 电子的能量逐渐降低, 同时驱动氢质子的跨膜运输, 造成跨膜的氢质子梯度, 与线粒体膜呼吸链 ATP 形成的机理一样, 这种与光驱动的环路电子传递相偶联的 ATP 形成过程称为环路光合磷酸化 (图 4-47b)。

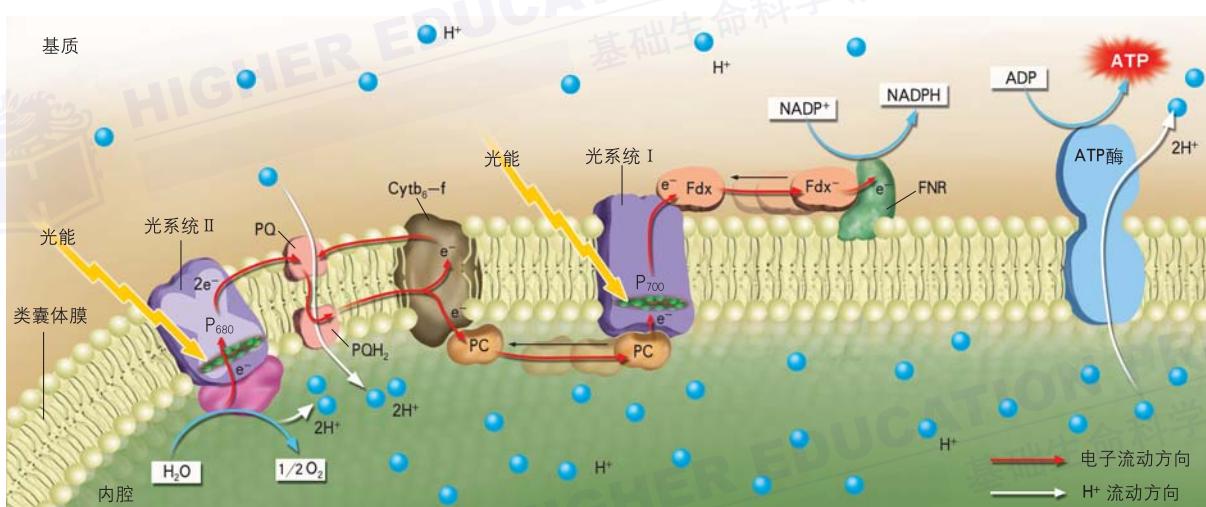


图 4-46 发生在类囊体膜上的电子转移与非环路光合磷酸化 光系统的天线色素复合物将捕获的太阳能传递到两个光系统反应中心, 叶绿素 a 分子 P_{700} 和 P_{680} 被激发, 快速放出高能电子, 其中 P_{700} 的电子传递给电子受体 $NADP^+$, 生成 NADPH。而 P_{680} 放出的电子经过电子传递链用来填充 P_{700} 空穴。高能电子在光的驱动下, 在类囊体膜上由光系统 II 流向光系统 I, 过程中, 电子能量逐渐下降, 造成跨膜的氢质子梯度, 氢质子通过 ATP 合酶通道, 由此导致了 ATP 的形成。图中 P_{680} 、PQ、Cyt_b₆-f、PC、 P_{700} 、Fdx、FNR 等缩写的全称见正文。

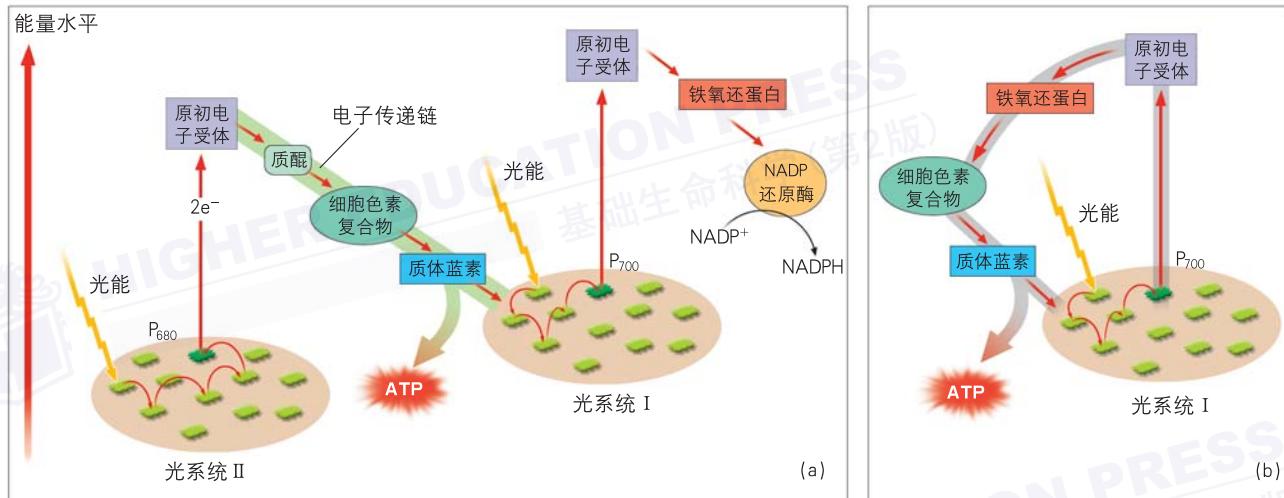


图 4-47 非环路光合磷酸化途径和环路的光合磷酸化途径 (a) 非环路光合磷酸化途径 光系统的天线色素复合物将捕获的太阳能传递到两个光系统反应中心, P_{700} 和 P_{680} 被激发, 快速放出高能电子, 其中 P_{700} 的电子传递给电子受体 $NADP^+$, 形成 $NADPH$, 而 P_{680} 的电子用来填充 P_{700} 的电子空穴。电子在光的驱动下, 在类囊体膜上由光系统 II 流向光系统 I 的过程中电子能量逐渐下降, 造成跨膜的质子梯度, 由此推动了 ATP 的形成。(b) 环路光合磷酸化途径 光系统 I 的天线色素复合物将捕获的太阳能传递到光系统反应中心 P_{700} , 电子被激发, 高能电子经由原初电子受体, 铁氧还蛋白, 细胞色素, 质体蓝素, 最后又回到 P_{700} 分子, 使其可以再次被光激发, 在高能电子传递过程中, 其能量逐渐降低, 驱动氢质子的跨膜运输, 形成跨膜的氢质子梯度, 由此也推动了 ATP 的形成。

综上所述, 光反应可以归纳为:

1. 叶绿素吸收光能并将光能转化为“电能”, 即造成从叶绿素分子起始的电子流动。
2. 在电子流动过程中, 通过氢离子的化学渗透, 形成了 ATP, “电能”被转化为化学能。
3. 强氧化态的 P_{680} 分子促使水发生裂解, 又称为水的光解, 氧气从水中被释放出来。
4. 电子沿传递链最终达到最终电子受体 $NADP^+$, 并与一个质子结合, 形成了还原型的 $NADPH$, “电能”又再一次被转化为化学能, 并贮存于 $NADPH$ 中。

光合作用的暗反应必须依赖于光反应中形成的 ATP 和 $NADPH$ 。

四、暗反应与葡萄糖的形成

在光反应的基础上, 不需要光的暗反应利用光反应中产生的 ATP 和 $NADPH$ 来还原 CO_2 , 即通过碳同化产生葡萄糖。贮存于 ATP 和 $NADPH$ 中的化学能被转移到更稳定的化合物——葡萄糖分子中:



暗反应是一种不断消耗 ATP 和 $NADPH$ 并固定 CO_2 形成葡萄糖的循环反应, 由于是由美国科学家 Calvin 首次发现的, 又被称为 **Calvin 循环** (图 4-48)。

在叶绿体基质中, 10 分子的甘油醛 -3- 磷酸经磷酸化 (消耗 ATP) 形成 6 分子的核酮糖 -1,5- 二磷酸 (ribulose-1,5-biphosphate, 缩写 RuBP, 五碳糖), 在核酮糖 -1,5- 二磷酸羧化酶 (rubisco) 的作用下固定 6 分子 CO_2 , 又形成 6 分子不稳定的六碳化合物, 它们立刻分解为 12 分子的三碳化合物即甘油酸 -3- 磷酸 (3-phosphoglycerate), 12 分子的甘油酸 -3- 磷酸再经磷酸化作用变成 12 分子甘油酸 -1,3- 二磷酸 (1,3-bisphosphoglycerate), 12 分子甘油酸 -1,3- 二磷酸从 $NADPH$ 得到电子成为 12 分子储能更多的甘油醛 -3- 磷酸 (3-phosphoglyceraldehyde, 三碳化合物), 其中 2 分子甘油醛 -3- 磷酸参与葡萄糖的合成, 另外 10 分子甘油醛 -3- 磷酸又生成 6 分子核酮糖 -1,5- 二磷酸 (五碳糖), 再一次重复上述的 Calvin 循环。每生成 1 分子葡萄糖需要 2 分子甘油醛 -3- 磷酸。如此, 形成 1 分子葡萄糖要消耗 18 分子 ATP 和 12 分子 $NADPH$ 。所产生的葡萄糖不但可以经过呼吸作用为生命活动提供能量, 还是组成细胞结构的重要原料分子。也有学者的研究提出, Calvin 循环主要形成磷酸甘油醛, 最终产物是形成稳定的葡萄糖。

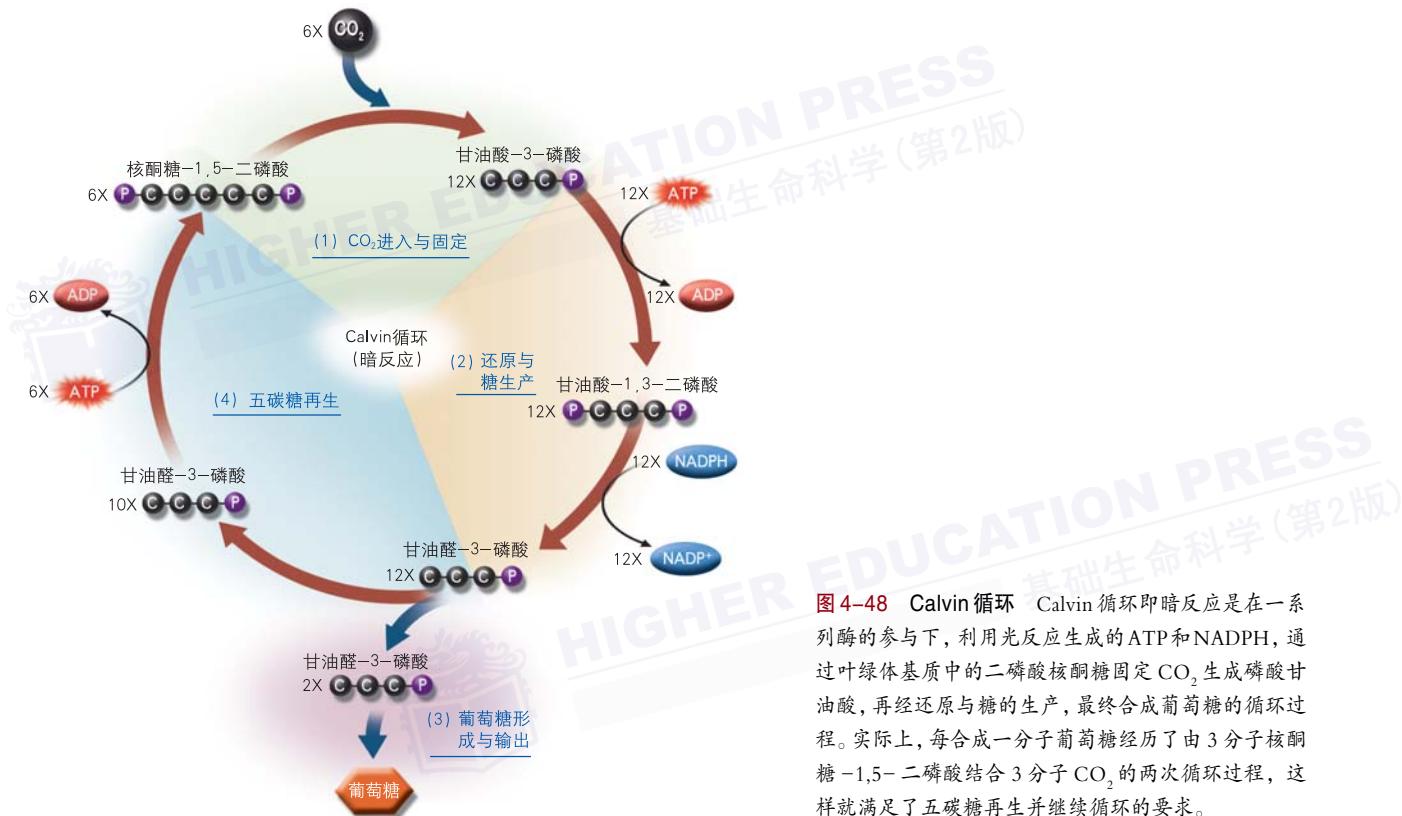


图 4-48 Calvin 循环 基础生命科学(第2版)
Calvin 循环即暗反应是在一系列酶的参与下,利用光反应生成的 ATP 和 NADPH,通过叶绿体基质中的二磷酸核酮糖固定 CO_2 ,生成磷酸甘油酸,再经还原与糖的生产,最终合成葡萄糖的循环过程。实际上,每合成一分子葡萄糖经历了由 3 分子核酮糖-1,5-二磷酸结合 3 分子 CO_2 的两次循环过程,这样就满足了五碳糖再生并继续循环的要求。

或蔗糖。另外 Calvin 循环的中间产物磷酸甘油醛也可以参与到氨基酸代谢、脂肪酸代谢和糖代谢的过程中去(图 4-36)。

光合作用过程中二氧化碳被固定最终形成葡萄糖的反应(暗反应)是通过 Calvin 循环进行的,它发生在叶绿体的基质中。由于二氧化碳在 Calvin 循环反应中被固定所形成的第一个化合物是甘油酸-3-磷酸,是一个三碳的化合物,因此通过上述途径同化二氧化碳的植物称为 **C_3 植物**。但在另一类植物中,二氧化碳固定的最初产物不是甘油酸-3-磷酸,而是草酰乙酸,是一个四碳的化合物,因而该途径称为 **C_4 途径**(C_4 pathway)。通过 C_4 途径固定二氧化碳的植物称为 **C_4 植物**。玉米、高粱、甘蔗等农作物都是典型的 C_4 植物。

C_4 植物的作用机理与其形态结构密切相关。从解剖结构上看, C_4 植物区别于 C_3 植物的最显著特点是其叶片的维管束周围紧密排列着两圈特殊的叶绿体数量更多的细胞,紧靠维管束的一圈细胞称为维管束鞘细胞(bundle sheath cell),外圈是叶肉细胞(图 4-49)。在 C_4 植物中, CO_2 固定首先发生在外圈的叶肉细胞中,在烯醇式丙酮酸磷酸(PEP)羧化酶的作用下,进入外圈叶肉细胞的

CO_2 与 PEP 结合,形成了四碳的草酰乙酸。与核酮糖-1,5-二磷酸(RuBP)羧化酶相比,PEP 羧化酶具有更高的 CO_2 亲和力。因此,当 CO_2 浓度较低时,PEP 羧化酶能够更加有效地固定 CO_2 。特别在炎热干旱的环境下叶片关闭气孔以减少水分的丧失,这时叶片中 CO_2 浓度大大下降, C_4 植物便具有比 C_3 植物更高的对炎热干旱环境的适应性,并保持着较高的光合作用效率。在 CO_2 被固定后, C_4 植物叶脉的外圈叶肉细胞将四碳化合物(由草酰乙酸还原形成的苹果酸)输送到内圈的维管束鞘细胞中。在那里,四碳化合物脱羧作用释放出的 CO_2 立即进入到 Calvin 循环途径中,经过一系列的循环反应步骤生成葡萄糖等光合产物,这些光合产物被立即转运到韧皮部中。与此同时,脱羧反应生成的丙酮酸返回外圈叶肉细胞,与 CO_2 再结合,重复进行 CO_2 的固定(图 4-50)。在 C_4 植物中,Calvin 循环途径仅限于维管束鞘细胞的叶绿体中。从效率上分析, C_4 植物的叶肉细胞将低浓度的 CO_2 “泵”入维管束鞘细胞,使维管束鞘细胞的 CO_2 浓度增高到足以被核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶所结合,完成 Calvin 循环的过程,同时增加了糖的产量。

C_3 植物与 C_4 植物生产效率的差别还在于前者具有较

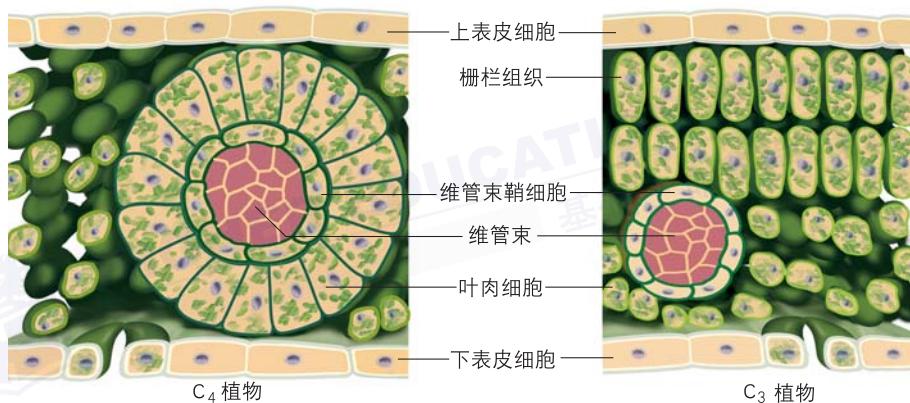


图 4-49 C₃植物(大豆)与C₄植物(甘蔗)叶片的解剖结构比较 C₄植物叶片的维管束周围紧密排列着两圈特殊的叶绿体数量更多的光合作用细胞(内圈为维管束鞘细胞,外圈为叶肉细胞)而不同于C₃植物。C₄植物同化的最初产物不是三碳化合物3-磷酸甘油酸,而是四碳化合物草酰乙酸。因此这种同化途径称为C₄途径,具有C₄途径同化CO₂的植物称为C₄植物。它们是适应于干热条件下的高光效植物,产量高。但在光强度和温度较低的情况下,其光合效率可能并不比C₃植物高。

强的光呼吸(photorespiration)。光呼吸是植物的绿色细胞在光照条件下吸收O₂并放出CO₂的过程,其涉及到在细胞过氧化物酶体中的乙醇酸的氧化等步骤。叶绿体中

的羧化酶既可催化CO₂的固定,又可作为加氧酶在CO₂分压低、O₂分压高的时候催化O₂与CO₂的接受体RuBP(核酮糖-1,5-二磷酸)结合从而生成乙醇酸。乙醇酸进入过氧化物酶体里被氧化,产物进入线粒体,释放CO₂。光呼吸的强度大致和光强度成正比。这一过程之所以称为光呼吸,一是因为它吸收O₂放出CO₂,二是因为它只有在光照下,CO₂浓度降低,O₂浓度增高时才进行。但是它不同于细胞呼吸,因为它使有机物分解为CO₂而不产生ATP或NADPH,较强的光呼吸对于光合作用产物的积累是很不利的。光呼吸的生理功能目前尚不完全清楚,有推测认为可能与减少光抑制相关。

光合作用最基本的过程包括光反应捕获和利用太阳能形成了ATP分子,同时将水中的电子传递给NADP⁺,Calvin循环利用ATP和NADPH固定CO₂形成了葡萄糖,如此,进入到叶绿体的光能被转换为化学能并贮存在“食物分子”之中。每年,全球光合作用估计可产生大约16亿吨的糖类,产生相应的氧气。地球上没有任何化学过程能有光合作用那样的创造力。光合作用是生物圈的原初生产力,它为生物圈带来了巨大的财富。如果没有光合作用,地球上的生命将无法生存。因此,深入研究光合作用机理,使之更好地服务于人类,是生命科学最重大的课题之一。

在这一章中,我们讨论了在酶的作用下,生物体内基于同化(如光合作用)与异化(如细胞呼吸)双方向的生物代谢与能量流动过程。生物体的物质代谢与能量

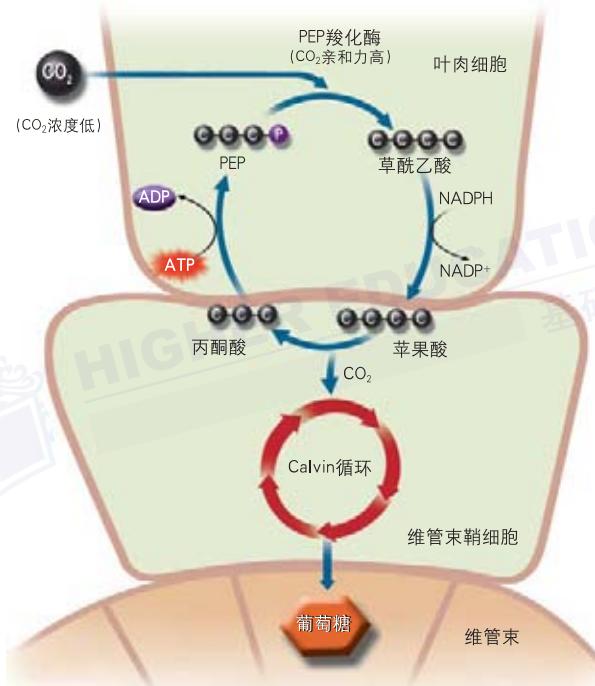


图 4-50 C₄植物CO₂同化途径 在高温高光强和干旱条件下发展起来的C₄植物的CO₂同化途径有如下的适应性特点:PEP羧化酶对CO₂亲和力较RuBP羧化酶大,C₄植物能利用低浓度CO₂。C₄途径具有低CO₂浓度条件的羧化酶作用,抑制了光呼吸,所以C₄植物光呼吸较C₃植物低。C₄植物适应于高温、高光强,C₄植物光合作用最适温度在30~40℃,显著高于C₃植物。

流动完全符合或遵循热力学定律。在我们的头脑中，代谢途径的网络和能量流的概念逐步清晰起来。富含自由能的有机物合成与分解是新陈代谢对立统一的两个方面。生物体依靠能量的不断输入来保持其高度的有序化水平。因此，伴随能量流动的新陈代谢是生命最基本的特征。

本章主要从分子水平和细胞水平上讨论了生物体内的能量流动问题，在本书的第十章我们还要讨论在生物个体之间和整个生态系统宏观层面上的能量流动问题。无论是在微观水平还是在宏观层面上，说到能量流，都是与物质代谢（物质流）相辅相成，密不可分的。



HIGHER
EDUCATION
PRESS

思考与讨论



1. 生物代谢的本质是什么？
2. 请从热力学原理出发，讨论为什么生命活动需要不断地输入能量。
3. 光合作用与呼吸作用有哪些共同点？
4. 什么叫活化能？酶是怎样改变化学反应中的反应速率的？
5. 根据酶的特性和催化作用原理说明蛋白质结构对于功能的重要性。
6. 为什么说细胞呼吸与汽油的燃烧在本质上是一样的？
7. 请指出细胞呼吸各阶段化学反应发生的部位。
8. 将叶绿体置于 pH4 的酸性溶液里，直到基质的 pH 也达到 4，然后将叶绿体取出，再置于 pH8 的溶液里，这时发现叶绿体开始合成 ATP。请解释上述实验现象。
9. 请设计一个实验来证明，光合作用中产生的氧气来源于 H_2O ，而非来源于 CO_2 。



练习题

1. 名词解释：

代谢 同化作用 异化作用 自养生物 异养生物 热力学 焓 熵 自由能 吸能反应 酶
核酶 酶的活性 抗体酶 能障 活化能 活性中心 酶的诱导契合 竞争性抑制 反馈抑制 辅酶
辅助因子 氧化-还原电位 细胞呼吸 糖酵解 Krebs 循环 氧化磷酸化 呼吸链 化学渗透学说
光合作用 类囊体 激发态 作用光谱 光反应 暗反应 光系统 希尔反应 光合磷酸化
Calvin 循环 C_3 植物 C_4 植物 光呼吸

2. 下面关于酶的叙述不正确的是（ ）。

- a. 酶可以缩短反应时间
- b. 酶可以降低化学反应所需的能量
- c. 许多酶还需要非蛋白的辅助因子和辅酶才能完成催化功能
- d. 酶具有高度的特异性



HIGHER EDUCATION PRESS
基础生命科学(第2版)

3. 细胞呼吸是()过程。
 a. 同化作用 b. 异化作用 c. 催化作用 d. 以上都不是
4. 酶的竞争性抑制剂能够()。
 a. 与酶的底物结合,使底物不能与酶结合
 b. 与酶的活性位点结合,使底物不能与酶结合
 c. 与酶的特殊部位结合,破坏酶的活性
 d. 同时和酶与底物结合,使酶无法和底物直接结合
5. 糖酵解的最终产物是()。
 a. ATP b. 葡萄糖 c. 丙酮酸 d. 磷酸烯醇式丙酮酸
6. 呼吸链的主要成分分布在()。
 a. 细胞膜上 b. 线粒体外膜上 c. 线粒体内膜上 d. 线粒体基质中
7. 光合作用中的暗反应发生在()。
 a. 叶绿体的外膜 b. 叶绿体的内膜 c. 叶绿体的基质 d. 类囊体膜上
8. 能够产生环路光合磷酸化的是()。
 a. 光系统 I b. 光系统 II c. 光系统 I 和光系统 II 都可以
 d. 光系统 I 和光系统 II 都不可以
9. 在 Calvin 循环中,()直接参与了葡萄糖的合成。
 a. 甘油酸 -1,3- 二磷酸 b. 甘油醛 -3- 磷酸
 c. 甘油酸 -3- 磷酸 d. 核酮糖 -1,5- 二磷酸
10. 有氧呼吸不包括以下()过程。
 a. 糖酵解 b. 丙酮酸氧化 c. 三羧酸循环 d. 卡尔文循环
11. 一分子葡萄糖彻底有氧氧化净生成的 ATP 分子数与糖酵解阶段净生成的 ATP 分子数(包括产物经过呼吸链产生的 ATP)最接近的比值为()。
 a. 2:1 b. 9:1 c. 18:1 d. 19:4 e. 6:1
12. 下列对酶的描述正确的是()。
 a. 所有的酶都是蛋白质 b. 酶可以改变反应的方向
 c. 酶的变构位点经常和反馈抑制有关 d. 酶的催化专一性通常比化学催化剂的专一性差
13. 下列对电子传递链描述不正确的是()。
 a. 电子传递链是典型的多酶体系
 b. 电子传递链的主要成分是核糖体内膜的蛋白质复合物
 c. 电子传递链的最终电子受体是氧
 d. 电子传递链反应过程中 ATP 的形成与氧化磷酸化密切相关
14. 光合作用属于()。
 a. 氧化还原反应 b. 取代反应 c. 裂解反应 d. 水解反应
15. 光合电子传递链位于()。
 a. 线粒体内膜 b. 叶绿体外膜 c. 类囊体膜 d. 叶绿体基质



相关网站

[http://www.bgsu.edu/departments/chem/
midden/MITBCT/eb/sched.html](http://www.bgsu.edu/departments/chem/midden/MITBCT/eb/sched.html)

<http://www.bioenergysystems.com/>
<http://web.mit.edu/esgbio/www/eb/ebdir.html>
<http://users.rcn.com/jkimball.ma.ultranet/>

BiologyPages/C/CellularRespiration.html
<http://web.mit.edu/esgbio/www/ps/psdir.html>