

第一部分 基础综合

第一章 生物化学

一、蛋白质的结构和功效

了解应用 1 蛋白质的分子组成

1. 元素组成

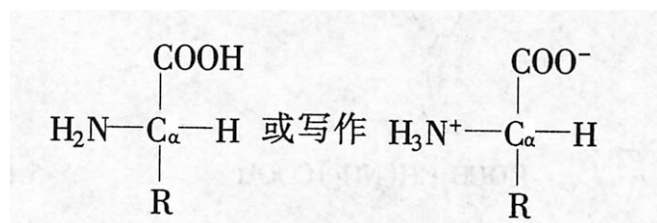
从各种动、植物组织提取的蛋白质，经元素分析表明，含碳 50%~55%、氢 6%~8%、氧 19%~24%、氮 13%~19% 和硫 0~4%。有些蛋白质还含有少许磷或金属元素铁、铜、锌、锰、钴、钼等，个别蛋白质还含有碘。各种蛋白质的含氮量很接近，平均为 16%。动植物组织中含氮物又以蛋白质为主，因此只要测定生物样品中的含氮量，就能够按下式推算出样品中的蛋白质大体含量。

每克样品中含氮克数 $\times 6.25 \times 100$ = 100 克样品中蛋白质含量 (g%)

2. 基本单位

蛋白质是高分子化合物，能够受酸、碱或蛋白酶作用而水解成为其基本组成单位——氨基酸。

(1) 氨基酸的一般结构式 蛋白质水解生成的天然氨基酸有 20 余种之多，但其化学结构式具备一个共同的特点，即在连结羧基的碳原子上尚有一个氨基，故称 α -氨基酸。 α -氨基酸的一般结构式可用下式表示



由上式能够看出，除甘氨酸外，其他氨基酸的碳原子是一个不对称碳原子，具备旋光异构现象，也有 D 系和 L 系两种构型。组成天然蛋白质的 20 种氨基酸多属于 L- α -氨基酸。生物界中已发觉的 D 系氨基酸大都存在于某些细菌产生的抗生素及个别植物的生物碱

中。

(2) 氨基酸的分类 组成蛋白质的氨基酸有 20 余种,但绝大多数蛋白质只由 20 种氨基酸组成。依照它们的侧链 R 的结构和性质分为如下四类: ①非极性 R 基氨基酸, 此类氨基酸的特性是在水中溶解度小于极性 R 基氨基酸。包括四种带有脂肪烃侧链的氨基酸 (丙氨酸、缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸); 两种含芳香环氨基酸电荷的极性 R 基氨基酸 此类氨基酸的特性是比非极性 R 基氨基酸易溶于水。包括三 (苯丙氨酸和色氨酸); 一个含硫氨基酸 (甲硫氨酸) 和一个亚氨基酸 (脯氨酸)。②不带电荷具备羟基的氨基酸 (丝氨酸、苏氨酸和酪氨酸) 两种具备酰胺基的氨基酸 (谷氨酰胺和天冬酰胺); 一个含有巯基氨基酸 (半胱氨酸) 和 R 基团只有一个氢但仍能体现一定极性的甘氨酸。③带正电荷的 R 基氨基酸, 此类氨基酸的特性是在生理条件下带正电荷, 是一类碱性氨基酸。包括在侧链含有 氨基的赖氨酸; R 基团含有一个带正电荷胍基的精氨酸和含有弱碱性咪唑基的组氨酸。④带负电荷的 R 基氨基酸, 天冬氨酸和谷氨酸都含有两个羧基, 在生理条件下分子带负电荷, 是一类酸性氨基酸。

了解应用 2 蛋白质的分子结构

1. 肽键与肽链

两分子氨基酸可借一分子的**氨(胺)基**与另一分子的**羧(氨)基**脱去 1 分子水、缩合成为最简单的肽,即二肽。在两个氨基酸之间新产生的酰胺键($-CO-NH-$) 称为肽键。**肽键中的 C—N 键具备部分双键的特性, 不能自由旋转, 其成果使肽键处在一个刚性的平面上, 此平面被称为肽键平面 (酰胺平面)。两个肽键平面之间的 α -碳原子, 能够作为一个旋转点形成二面角。二面角的变化, 决定着多肽主键在三维空间的排布方式, 是形成不一样蛋白质构象的基础。**

二肽**分子中的羧基能以同样方式**与另一分子**氨基酸的氨基**缩合成三肽。如此进行下去依次生成四肽、五肽……, 许多氨基酸可连成多肽。肽链分子中的氨基酸相互**衔接**成长

链，称为多肽链。肽链中的氨基酸分子因脱水缩合而有残缺，故称为氨基酸残基。蛋白质就是由许多氨基酸残基组成的多肽链。多肽链中有自由氨基的一端称为氨基末端或N-末端；有自由羧基的一端称羧基末端或C-末端。每条多肽链中氨基酸残基次序编号都是从N-一端开始，N-端在左，C-端在右。命名短肽从N-末端开始指向C-末端。

2.一级结构

氨基酸残基在多肽链中的排列次序及其共价连接称为蛋白质的一级结构，肽键是其基本结构键，有些尚含有二硫键，由两个半胱氨酸巯基（-SH）脱氢氧化而生成。

蛋白质分子的一级结构是其生物学活性及特异空间结构的基础。尽管各种蛋白质都有相同的多肽链骨架，而各种蛋白质之间的差异是由其氨基酸残基组成、数目以及氨基酸残基在蛋白质多肽链中的排列次序决定的。氨基酸残基排列次序的差异意味着从多肽链骨架伸出的侧链R基团的性质和次序对于每一个蛋白质是特异的——因为R基团有不一样的大小，带不一样的电荷，对水的亲和力也不相同。即蛋白质分子中氨基酸残基的排列次序决定其空间构象。

3.二级结构—— α -螺旋

蛋白质分子的二级结构是指多肽链骨架中原子的局部空间排列，并不包括侧链的构象。在所有已测定的蛋白质中都有二级结构的存在，重要形式包括 α 螺旋结构、 β 折叠和 β 转角等。

α -螺旋结构 1951年，Pauling和Corey依照多肽链骨架中刚性平面及其他能够旋转的原子提出多肽构象是螺旋结构他们称之为 α -螺旋，其特点如下：

(1) 多肽链主链围绕中心轴有规律的螺旋式上升，每隔3.6个氨基酸残基螺旋上升一圈，每个氨基酸残基向上平移0.15 nm 故螺距为0.54 nm。

(2) 第一个肽平面羰基上的氧与第四个肽平面亚氨基上的氢形成氢键，氢键的方向与螺旋长轴基本平行。氢键是一个很弱的次级键，但因为主链上所有肽键都参加氢键的形成，因

此 α -螺旋很稳定。

(3) 组成人体蛋白质的氨基酸都由(是) L- α -氨基酸, 故(因此只能) 形成右手螺旋。侧链 R 基团伸向螺旋外侧。

4.三级和四级结构概念

具备二级结构的一条多肽链, 因为其序列上相隔较远的氨基酸残基侧链的相互作用, 而进行范围广泛的盘曲与折叠, 形成包括主、侧链在内的空间排列, 这种在一条多肽链中所有原子在三维空间的整体排布称为三级结构。例如, 存在于红色肌肉组织中的肌红蛋白(Mb), 是由 153 个氨基酸残基组成的单链蛋白质, 含有一个血红素辅基, 能够进行可逆的氧合与脱氧。X-射线衍射法测定了它的空间构象, 多肽链中 α 螺旋占 75%, 形成 A 至 H 8 个螺旋区, 两个螺旋区之间有一段无规卷曲, 脯氨酸位于拐角处。因为侧链 R 基团的相互作用, 多肽链盘绕、折叠成紧密的球状结构。亲水 R 基团大部分分布在球状分子的表面; 疏水 R 基团位于分子内部, 形成一个疏水“口袋”。血红素位于“口袋”中, 它的 Fe 离子配位与组氨酸相连。Mb 的空间构象与血红蛋白(Hb) 的一条 β 链的空间构象基本相同。但 Hb 是由 2 条 α 肽链和 2 条 β 肽链($\alpha_2\beta_2$)组成, α 链的 141 个氨基酸残基组成 7 个螺旋区; β 链的 146 个氨基酸残基组成 8 个螺旋区。4 条肽链分别在三维空间盘波折叠成紧密的球状结构。

三级结构中多肽链的盘曲方式由氨基酸残基的排列次序决定。三级结构的形成和稳定重要靠疏水键、盐键、二硫键、氢键和 Van der Waals 力。蛋白质分子中含有许多疏水基团, 如 Leu、Ile、Phe、Val 等氨基酸残基的 R 基团。这些基团具备一个避开水、相互集合而藏于蛋白质分子内部的自然趋势, 这种结合力称疏水键, 它是维持蛋白质三级结构的最重要稳定力量。酸性和碱性氨基酸的 R 基团能够带电荷, 正负电荷相互吸引形成盐键; 邻近的两个半胱氨酸则以二硫键结合。其他基团可通过氢键及 van der Waals 力结合, 尽管结合力很弱, 但数量颇多, 能够保持三级结构的稳定。

许多有生物活性的蛋白质由两条或多条肽链组成, 肽链与肽链之间并不是通过共价键

相连，而是由非共价键维系。每条肽链都有自己的一、二和三级结构。这种蛋白质的每条肽链被称为一个亚基。由亚基组成的蛋白质称为寡聚蛋白。寡聚蛋白中亚基的立体排布、亚基之间的相互关系称为蛋白质的四级结构。对多亚基蛋白质而言,单独的亚基没有生物学活性,只有完整的四级结构寡聚体才有生物学活性。如 Hb 是由 4 个两种不一样的亚基组成四聚体,具备运输氧和 CO_2 的功效。试验证明: 它的任何一个亚基单独存在都无此功效。寡聚蛋白的亚基能够相同也能够不一样。例如,过氧化氢酶是由四个相同的亚基组成, 而天冬氨酸氨甲酰基转移酶是由 12 个亚基组成, 其中有 6 个催化亚基和 6 个调整亚基。

【试题】 下列有关肽键性质和组成的论述正确的是

- A. 由 $\text{C}\alpha$ 和 $\text{C}-\text{COOH}$ 组成 B. 由 $\text{C}\alpha_1$ 和 $\text{C}\alpha_2$ 组成起源 C. 由 $\text{C}\alpha$ 和 N 组成
- D. 肽键有一定程度双键性质 E. 肽键能够自由旋转

【解析】 答案: D

本试题“考核肽键结构”。肽键 $\text{C}-\text{N}$ 形成的单键较正常 $\text{C}-\text{N}$ 的单键短, $\text{C}=\text{O}$ 形成的双键较正常的 $\text{C}=\text{O}$ 双键长, 肽键中的原子以共轭 π 键形式存在, 因此肽键有一定程度双键性质。

了解应用 3 蛋白质的理化性质

1. 等电点

蛋白质分子末端有自由的 $\alpha-\text{NH}_3^+$ 和 $\alpha-\text{COO}^-$; 蛋白质分子中氨基酸残基侧链也含有可游离的基团, 如赖氨酸的 $\epsilon-\text{NH}_3^+$ 、精氨酸的胍基、组氨酸的咪唑基、谷氨酸的 $\gamma-\text{COO}^-$ 和天冬氨酸的 $\beta-\text{COO}^-$ 等。这些基团在溶液一定 pH 条件下能够结合与释放 H^+ , 这就是蛋白质两性游离的基础。在酸性溶液中, 蛋白质解离成阳离子; 在碱性溶液中, 蛋白质解离成阴离子。在某一 pH 值溶液中, 蛋白质不解离, 或解离成阳性和阴离子离子的趋势相等, 即成兼性离子。此时溶液的 pH 值称为蛋白质的等电点 (pI)。

各种蛋白质的等电点不一样，但大多数接近于 pH 5.0，因此在人及动物组织体液 pH 7.4 环境下，大多数蛋白质解离成阴离子。少数蛋白质含碱性氨基酸较多，分子中含有较多自由氨基，故其等电点偏碱性；此类蛋白质称碱性蛋白质。例如，鱼精蛋白和细胞色素 C 等。也有少数蛋白质含酸性氨基酸较多，分子内含有较多的羧基，故其等电点偏酸性；此类蛋白质称为酸性蛋白质，例如，丝蛋白和胃蛋白酶等。

在等电点时，蛋白质兼性离子带有相等的正、负电荷，称为中性微粒，故不稳定而易于沉淀。能够利用蛋白质的这一特性以及各种蛋白质等电点的差异，从一混合蛋白质溶液中分离不一样的蛋白质。例如，利用猪胰腺提取胰岛素 ($pI = 5.30 \sim 5.35$)，可先调整组织匀浆 pH 呈碱性，使碱性杂蛋白沉淀析出；再调整 pH 至酸性，使酸性杂蛋白沉淀。然后再调整含有胰岛素的上清液 pH 至 5.3，得到的蛋白质沉淀即是胰岛素的粗制品了。

2. 沉淀

蛋白质从溶液中析出现象，称为沉淀。沉淀蛋白质的措施有如下几个。

(1) 盐析 在蛋白质溶液中若加大量中性盐，蛋白质胶粒的水化层即被破坏，其所带电荷也被中和，蛋白质胶粒因失去这两种稳定原因而沉淀。此种沉淀过程称为盐析。盐析法沉淀蛋白质常用的中性盐有硫酸铵、硫酸钠和氯化钠等。盐析时若溶液的 pH 在蛋白质的等电点则效果最佳。盐析沉淀的蛋白质不发生变性是其优点，故常用与天然蛋白质的分离，缺陷是沉淀的蛋白质中混有大量中性盐，必须经透析除去。

(2) 重金属盐沉淀蛋白质 重金属离子如 Ag^+ 、 Hg^{2+} 、 Cu^{2+} 、 Pb^{2+} 等，可与蛋白质的负离子结合，形成不溶性蛋白质沉淀。沉淀的条件为 pH 稍不小于蛋白质的 pI 为宜。临床上利用蛋白质与重金属盐结合形成不溶性沉淀这一性质，抢救重金属盐中毒病人。给病人口服大量酪蛋白、清蛋白等，然后再用催吐剂将结合的重金属盐呕出以解毒。

(3) 生物碱试剂与某些酸沉淀蛋白质 生物碱试剂如苦味酸、鞣酸、钨酸等以及某些酸，如三氯醋酸、磺酸水杨酸、硝酸等，可与蛋白质的正离子结合成不溶性的盐沉淀。沉淀的

条件是 $pH < pI$ 血液化学分析时常利用此原理除去血液中的蛋白质干扰,制备无蛋白质的血滤液。如测血糖时可用钨酸沉淀蛋白质。另外,此类反应也可用于检测尿中的蛋白质。

(4)有机溶剂沉淀蛋白质 可与水混合的有机溶剂,如酒精、甲醇、丙酮等能与蛋白质争水,破坏蛋白质胶粒的水化膜,使蛋白质沉淀析出。在常温下,有机溶剂沉淀蛋白质往往引起变性,如用酒精可消毒灭菌。若在低温、低浓度、短时间则变性进行迟缓或不变性,可用于提取生物材料中的蛋白质,若适当调整溶液的 pH 和离子强度,则能够使分离效果愈加好。优点是有机溶剂易蒸发除去。

3.蛋白质的变性

在某些物理或化学原因作用下,使蛋白质的空间构象破坏(但不包括肽链的断裂等一级结构变化),导致蛋白质理化性质、生物学性质的变化,这种现象称为蛋白质的变性作用。

使蛋白质变性的原因诸多,如高温、高压、紫外线、X射线照射、超声波、激烈震荡及搅拌等物理原因;强酸、强碱、重金属盐、有机溶剂、浓尿素和十二烷基硫酸钠(SDS)等化学原因。这些理化原因都可使蛋白质变性,球状蛋白质变性后的明显变化是溶解度减少。本来在等电点时能溶于水的蛋白质通过变性就不再溶于本来的水溶液。蛋白质变性后,其他理化性质的变化,如结晶性消失、黏度增加、呈色性增加和易被蛋白水解酶水解等,均与蛋白质的空间破坏、结构涣散、分子的不对称性增加,以及氨基酸残基侧链外露等亲密有关。空间结构破坏必然导致生物学功效的丧失,如酶失去催化活性,激素不能调整代谢反应,抗体不能与抗原结合等。

蛋白质激烈变性时其空间结构破坏严重,不能恢复,称为不可逆性变性。但某些温和蛋白质变性,时间也不很久,除去变性原因仍可恢复其活性,称为可逆变性。例如,核糖核酸酶经尿素和 β -巯基乙醇作用变性后,再透析清除尿素和 β -巯基乙醇,又可恢复其酶活性。又如,被强碱变性的胃蛋白酶也可在一定条件下恢复其酶活性;被稀盐酸变性的Hb也

可在弱碱溶液里变回天然Hb，但在100℃变性的胃蛋白酶和Hb就不能复性。

蛋白质被强酸或强碱变性后，仍能溶于强酸或强碱溶液中。若将此强酸或强碱溶液的pH调至等电点，则变性蛋白质立即结成絮状的不溶解物。这种现象称为变性蛋白质的结絮作用。结絮作用所生成的絮状物仍能再溶于强酸或强碱中。如再加热，则絮状物变为比较坚固的凝块；此凝块不宜再溶于强酸或强碱中。这种现象称为蛋白质的凝固作用。鸡蛋煮熟后本来流动的蛋清变成了固体状；豆浆中加少许氯化镁即可变成豆腐，都是蛋白质凝固的经典例子。蛋白质的变性和凝固常常是相继发生的，蛋白质变性后结构涣散，长肽链状似乱麻，或相互缠绕、或相互穿插、扭成一团、结成一块，不能恢复其本来的结构，即是凝固。能够说凝固是蛋白质变性后深入发展的一个成果。

了解变性理论有重要的实际意义，首先注意低温保存生物活性蛋白，防止其变性失活；另首先可利用变性原因消毒灭菌。

【试题】取一滴血浆，在pH 8.6条件进行醋酸纤维膜电泳。若样品点在负极，电泳后可将血浆最少提成5种成份，跑在最前面的成份是

- A. 纤维蛋白原 B. γ 球蛋白 C. β 球蛋白
D. α 球蛋白 E. 清蛋白

【解析】答案:E

本试题“考用电泳法将血浆蛋白分类”。血浆蛋白等电点一般在5.0左右，在pH 8.6条件下带负电荷，电泳时向正极移动。因为血浆蛋白分子量大小及带电荷数量不一样，电泳时移动速率不一样，用此法可将血浆蛋白分为清蛋白、 α_1 -球蛋白、 α_2 -球蛋白、 β -球蛋白和 γ 球蛋白。清蛋白分子最小，带的电荷最多，因此跑的最快。

二、维生素

了解应用 1 脂溶性维生素

1. 脂溶性维生素的生理功效及缺乏症

(1) 维生素 A 的生理功效及缺乏症 维生素 A 又称抗干眼病维生素。维生素 A 多存在于动物的肝脏中。植物中不存在维生素 A, 但存在多个胡萝卜素, 其中 β -胡萝卜素最重要, 被称为维生素 A 原。维生素 A 在体内的活性形式包括视黄醇、视黄醛和视黄酸。

生理功效及缺乏症: ①组成视觉细胞内感光物质。当维生素 A 缺乏时, 视紫红质合成减少, 对弱光敏感性减少, 暗适应能力减弱, 严重时会发生“夜盲症”。②参加糖蛋白的合成。当维生素 A 缺乏时, 可导致糖蛋白合成中间产物异常, 低分子量的多糖-脂的累积。维生素 A 是维持上皮组织发育和分化所必需的, 若缺乏可引起上皮组织干燥、增生和角化。如皮脂腺角化出现毛囊丘疹; 泪腺上皮不健全可出现泪液分泌减少, 进而发展成干眼症等, 这与维生素 A 能促进糖蛋白合成有关。③其他功效。视黄醇、视黄酸具备固醇类激素样作用, 影响细胞分化, 促进机体生长和发育。缺乏维生素 A 时, 生殖功效衰退, 骨骼生长不良及生长发育受阻等, 也许与视黄醇的固醇类激素样作用异常有关。

(2) 维生素 D 的生理功效及缺乏症 维生素 D 又称抗佝偻病维生素, 为类固醇衍生物。体内胆固醇可转变成 7-脱氢胆固醇, 储存于皮下, 在日光或紫外线照射下可转变为 D_3 。 $1, 25(OH)_2D_3$ 是维生素 D 的活性形式。

生理功效及缺乏症: $1, 25(OH)_2D_3$ 是维生素 D 的活化形式, 其重要靶细胞是小肠黏膜、骨骼和肾小管, 重要生理功效是促进钙和磷的吸收, 有利于新骨的生成与钙化, 并与甲状旁腺素、降钙素共同调整机体内的钙、磷平衡。当维生素 D 缺乏或转化障碍时, 小朋友骨钙化不良, 称佝偻病, 成人引起软骨病。

(3) 维生素 K 的生理功效与缺乏症 维生素 K 能加速血液凝固, 是促进肝合成凝血酶原的必要原因。凝血酶原分子的 N 端含有 10 个谷氨酸残基, 羧化后变成 γ -羧基谷氨酸 (G1 a) 有很强的螯合 Ca^{2+} 的能力, 这种结合可激活蛋白水解酶, 使凝血酶原水解转变为凝血

酶。催化这一反应的酶称为 γ -谷氨酸羧化酶,维生素 K 为该酶的辅助因子。另外,维生素 K 对 VI I, IX, X 等另外几个凝血因子的生物合成也很重要。缺乏维生素 K 时影响血液凝固。

一般情况下人体不会缺乏维生素 K, 因为维生素 K 在自然界绿色植物中含量丰富,只有长期口服抗生素使肠道菌生长受抑制或因脂肪吸取受阻,或因食物中缺乏绿色蔬菜,才会发生维生素 K 的缺乏症。

(4)维生素 E 的生理功效及缺乏症 维生素 E 与动物生育有关, 故称生育酚。

生理功效及缺乏症:①维生素 E 与动物生殖功效有关。动物缺乏维生素 E 时其生殖器官受损而不育。雄鼠缺乏时, 睾丸萎缩,不产生精子。雌鼠缺乏时, 胚胎及胎盘萎缩而被吸取, 引起流产。在人类尚未发觉因维生素 E 缺乏而引起不育症, 临床常用维生素 E 治疗先兆流产和习惯性流产。②抗氧化作用。维生素 E 是最重要的天然抗氧化剂, 它能反抗生物膜磷脂中多不饱和脂肪酸的过氧化反应,因而防止脂质过氧化物产生, 保护生物膜的结构与功效。维生素 E 还可与硒(Se)协同通过谷胱甘肽过氧化酶发挥抗氧化作用。③促进血红蛋白合成。维生素 E 能提升血红蛋白合成过程中的核心酶 δ 氨基 γ 酮戊酸(ALA)合成酶和 ALA 脱水酶的活性, 从而促进血红蛋白合成。另外,维生素 E 还能抑制血小板凝集, 其作用与维生素 E 在体内能调整前列腺素和血栓素形成有关。维生素 E 还能维持肌肉与周围血管正常功效,预防肌肉萎缩。

了解应用 2 水溶性维生素

1.水溶性维生素的生理功效及缺乏症

(1)维生素 B₁的生理功效及缺乏症 维生素 B₁又名硫胺素, 焦磷酸硫胺素(TPP)是其在体内的活性形式。维生素 B₁重要存在于种子外皮和胚芽中, 米糠、麦麸、豆类中含量丰富。维生素 B₁易被小肠吸取, 吸取后重要在肝及脑组织中由硫胺素焦磷酸激酶催化转变为 TPP。

生理功效和缺乏症:①TPP 是 α -酮酸氧化脱羧酶系的辅酶。当维生素 B₁ 缺乏时,影响到丙酮酸的氧化供能,以致影响细胞的正常功效尤其是神经组织。

②TPP 作为转酮醇酶的辅酶参加磷酸戊糖途径。当维生素 B₁ 缺乏时,戊糖代谢障碍,体内核苷酸合成及神经髓鞘中磷酸戊糖代谢则受到影响。③TPP 在神经传导中起一定作用。

当 B₁ 缺乏时,首先丙酮酸的氧化脱羧反应受到影响,从而影响乙酰胆碱的合成作用;另首先维生素 B₁ 对胆碱酯酶的抑制减弱,加强了乙酰胆碱的分解作用,使神经传导受到影响,导致胃肠蠕动迟缓、消化液分泌减少、食欲不振、消化不良等消化道症状。

(2) 维生素 B₂ 的生理功效及缺乏症 维生素 B₂ 为一橙黄色针状结晶,又名核黄素,具备可逆的氧化还原特性。黄素单核苷酸(FMN) 和黄素腺嘌呤二核苷酸(FAD) 是核黄素的活性形式。

FMN 和 FAD 是体内许多氧化还原酶的辅基,这些酶被称为黄素蛋白或黄酶。FMN 和 FAD 分子能可逆的加氢和脱氢,进行可逆的氧化还原反应,因此它们在体内能够作为氢的传递体。当维生素 B₂ 缺乏时,引起口角炎、唇炎、舌炎、阴囊皮炎、眼睑炎、角膜血管增生等缺乏症。成人维生素 B₂ 的每日需要量为 1.2 ~ 1.5mg。

(3) 维生素 pp 的生理功效及缺乏症 维生素 pp 包括尼克酸及尼克酰胺,又称“抗癞皮病因子”二者均属于吡啶衍生物。

维生素 pp 广泛存在于自然界,以酵母、花生、谷类、肉类和动物肝中含量丰富。在体内尼克酰胺与核糖、磷酸、腺嘌呤组成脱氢酶的辅酶,主要有尼克酰胺腺嘌呤二核苷酸(NAD⁺)和尼克酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADP⁺)。

NAD⁺和 NADP⁺在体内作为多个不需氧脱氢酶的辅酶,广泛参加体内的氧化还原反应。在反应中它们是递氢物质,能够可逆的加氢或脱氢。尼克酸缺乏病称为糙皮病,重要体现为皮炎、腹泻及痴呆等。皮炎常对称出现于暴露部位,而痴呆则是神经组织变性的成果。这些症状的出现也许是缺乏多个维生素的成果,但给与尼克酸可见效。

另外，抗结核药异烟肼(雷米封)的结构与维生素PP十分相同，因此二者有拮抗作用，长期服用可引起维生素PP的缺乏。

(4)维生素B₆的生理功效及缺乏症 维生素B₆包括3种物质，即吡哆醇、吡哆醛及吡哆胺，皆属于吡啶衍生物。维生素B₆在体内以磷酸酯形式存在，磷酸吡哆醛和磷酸吡哆胺是其活性形式。

自然界的维生素B₆存在于种子、谷类、肝、肉类及绿叶蔬菜中。三种形式的维生素B₆都轻易在肠内被吸取。

磷酸吡哆醛是氨基酸代谢中多个酶的辅酶。如氨基酸转氨酶及氨基酸脱羧酶的辅酶均是磷酸吡哆醛，它的作用是传递氨基和脱羧基，从而催化氨基酸分解、合成和相互转变。这些作用是从氨基酸释放能量和产生多个神经递质的重要反应。故可将维生素B₆视为与能量有关的维生素，其缺乏症多与其他包括释放能量的维生素相同，如周围神经可出现脱髓鞘等。临床上常用维生素B₆治疗婴儿惊厥和妊娠呕吐，其机理是因为磷酸吡哆醛是谷氨酸脱羧酶的辅酶，该酶催化谷氨酸脱羧生成γ-氨基丁酸，后者是中枢神经系统抑制性递质。

磷酸吡哆醛也是δ-氨基γ-酮戊酸(ALA)合酶的辅酶，而ALA合酶是血红素合成的限速酶。因此维生素B₆缺乏时可出现低血色素小细胞性贫血和血清铁增高。

另外，异烟肼能与磷酸吡哆醛结合，使其失去辅酶作用，故在应用该药同时，需补充维生素B₆。

(5)维生素B₁₂和叶酸的生理功效及缺乏症 维生素B₁₂又称钴胺素，是目前所知唯一含金属元素的维生素。人体内维生素B₁₂参加胞浆中同型半胱氨酸的甲基化反应。假如B₁₂缺乏，也许产生巨幼红细胞性贫血，即恶性贫血。

叶酸因绿叶中含量十分丰富而得名，叶酸的活性形式是四氢叶酸。四氢叶酸是体内一碳单位转移酶的辅酶，能携带一碳单位。一碳单位在体内参加多个物质的合成，如嘌呤、胸腺嘧啶核苷酸等。当叶酸缺乏时，DNA合成必然受到抑制，骨髓幼红细胞DNA合成减少，细胞

分裂速度减少,细胞体积变大,细胞核内染色质疏松,称巨幼红细胞,此种细胞大部分在成熟前就被破坏导致贫血,称巨幼红细胞性贫血。甲氨喋呤因结构与叶酸相同,它能抑制二氢叶酸还原酶的活性,使四氢叶酸合成减少,进而抑制体内胸腺嘧啶核苷酸的合成,因此有抗癌作用。

(6) 维生素 C 生理功效及缺乏症 维生素 C 是一个含有 6 个碳原子的酸性多羟化合物,又称 L-抗坏血酸。维生素 C 具备还原剂的性质。在有氧化剂存在时,抗坏血酸可转变成脱氢抗坏血酸。脱氢抗坏血酸液具备生理活性,但在血液中此前者为主,后者仅为前者的 1 / 15。

维生素 C 的重要功效是:①参加体内多个羟化反应,是多个羟化酶的辅助因子。维生素 C 可促进胶原蛋白的合成,是胶原脯氨酸羟化酶及胶原赖氨酸羟化酶维持活性所必需的辅助因子,胶原是结缔组织、骨及毛细血管等的重要组成部分。结缔组织的生成是伤口愈合的前提,因此维生素 C 对创伤的愈合是不可缺乏的。维生素 C 缺乏时会导致毛细血管破裂,牙齿易松动、骨骼脆弱而易折断以及创伤时伤口不易愈合。维生素 C 参加胆固醇的转化及类固醇激素的合成,是催化胆固醇转变成 7 α 羟胆固醇反应中 7 α 羟化酶的辅酶。维生素 C 参加芳香族氨基酸的代谢,酪氨酸转变为对羟苯丙酮酸及尿黑酸的反应中,都需要维生素 C。维生素 C 缺乏时,尿中大量出现对羟苯丙酮酸。维生素 C 还参加酪氨酸转变为儿茶酚胺、色氨酸转变为 5-羟色胺的反应。②参加体内的氧化还原反应。维生素 C 可保持巯基酶的活性和谷胱甘肽的还原状态。体内许多含巯基的酶当其在体内发挥催化作用时需要自由的巯基(-SH),维生素 C 能使酶分子中的-SH 维持在还原状态,从而使酶保持活性。维生素 C 还与谷胱甘肽的氧化还原关系亲密,它们在体内往往共同发挥抗氧化作用。如不饱和脂肪酸易被氧化成脂质过氧化物从而使细胞膜受损,还原性谷胱甘肽(G-SH)可使脂质过氧化物还原,从而消除其对细胞的破坏作用,而维生素 C 可使氧化性谷胱甘肽(G-S-S-G)还原,使 G-SH 不停得到补充。维生素 C 能使红细胞中的高铁血红蛋白(MHb)还原为血

红蛋白(Hb),恢复其运输氧的能力。维生素C能使难以吸取的三价铁(Fe^{3+})还原成易于吸取的二价铁(Fe^{2+}),从而使铁的吸取增加明显。维生素C能保护维生素A、E及B免遭氧化,还能促使叶酸转变成有活性的四氢叶酸。我国提议成人每日维生素C需要量为60mg。但需要量受某些药物的影响。如吸烟可导致血中维生素C减少,阿司匹林可干扰白细胞摄取维生素C。

【试题1】长期服用雷米封(异烟肼)可致维生素PP缺乏,其原因是

- A. 雷米封可抑制维生素PP的吸取
- B. 雷米封可抑制维生素PP的排泄
- C. 雷米封可与维生素PP结合使其失活
- D. 雷米封与维生素PP结构相同,二者有拮抗作用
- E. 以上都不是

【解析】答案:D

本试题“考维生素的缺乏原因”,雷米封的结构与维生素PP十分相同,因此二者有拮抗作用,长期服用可引起维生素PP的缺乏。

【试题2】脚气病是因为缺乏哪种维生素所引起的

- A. 维生素 B_1
- B. 维生素PP
- C. 维生素 B_2
- D. 维生素E
- E. 叶酸

【解析】答案:A

本试题“考维生素的生理功效”。

三、酶

了解应用1 概述

1.概述

生物体内的新陈代谢是由一系列复杂的化学反应完成的，这些化学反应几乎都是由生物催化剂所催化。酶是最重要的催化剂,其研究历史已超出1。生物体内的许多生物大分子物质,欲在体外人工合成极其困难。许多代谢反应放在体外自发进行，速度极慢,或几乎不能完成。但在生物体内，在酶的催化下,得以顺利迅速的实现。生物体内新陈代谢的一系列复杂的化学反应,几乎均是由酶所促进的,生命活动离不开酶。许多先天性遗传性疾病就是因为体内某种酶的缺失所导致。微量的氰化物即可致人于死命，就是因为它抑制了细胞内呼吸的一个核心酶（细胞色素氧化酶）。氯霉素治疗细菌性痢疾的机理，在于它能特异性地抑制肠道细菌蛋白质生物合成中的转肽酶活性，而使细菌的生存和繁殖停止。因此,酶的存在及其活性的调整,是生物体能够进行物质代谢和生命活动的必要条件,也是许多疾病的发病机理和治疗的药理学基础。

2.酶促反应的特点

酶是一类生物催化剂,遵守一般催化剂的共同规律。例如,它只能催化热力学上允许进行的反应,而不能催化热力学上不能进行的反应,即不能新生反应；酶的作用只能使反应加速达成平衡点，而不能变化平衡点;反应前后酶的质量不变。这些都是酶与一般催化剂相同之处。不过,酶也具备与一般催化剂不一样的特点。

(1)极高的催化效率 酶的催化效率一般比一般催化剂高 $10^6 \sim 10^{12}$ 倍。碳酸酐酶可催化 $\text{H}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$,其加速反应的数量级可达 10^7 倍,每分子酶每秒钟可转化40万分子的作用物 (H_2CO_3)。酶的高效催化是通过减少反应所需的活化能实现的。这是因为,虽然在热力学上允许进行的反应中,也只有那些能量较高的活泼分子才有也许进行化学反应。这些能量较高的分子称为活化分子，他们是在反应体系中通过分子-分子相互作用（碰撞）从其他分子获能的。使分子从基础状态达成活化分子所需要的能量称为活化能。活化能高低决

定反应体系活化分子多少，即决定反应速度。欲加速反应进行，或外加能量(如加热)或减少反应所需的活化能。酶就是通过减少活化能加速化学反应的。

由作用物的起始态转变成产物的终止态的过程中,非酶促反应所需活化能较高，反应较难实现。在酶促反应中，作用物首先与酶结合成中间产物,过渡态的中间产物再分解生成产物，并释出酶。此两步所需的活化能均低于非酶促反应所需的活化能，因而反应易于进行。据计算,在 25 °C 时，活化能每减少 4.184 kJ/mol (1 kcal/mol) 反应速度可增加 5.4 倍。酶正是通过大幅度减少活化能加速反应的。

(2)高度的特异性 一般催化剂常可催化同一类型的多个化学反应。如H⁺可催化蛋白质、脂肪、淀粉等多个不一样物质的水解，对作用物的结构要求不甚严格,甚至很不严格；同时其反应产物也常多个多样。但酶促反应则否则,如淀粉酶只能水解淀粉,而不能水解蛋白质和脂肪。蛋白酶只能水解蛋白质,并且一般也只能水解由特定氨基酸组成的肽键。因此,酶促反应对作用物有一定的选择性，所催化的反应一般也只限于一个特定类型,生成特定的产物。换句话说，一个酶只能作用于一个或一类化合物,催化进行一个类型的化学反应,得到一定的产物，这种现象称为酶的特异性。各种酶所要求的特异性严格程度不一,有的酶只能作用于一个特定结构的作用物，进行一个专一的反应，生成一个特定结构的产物,称之为绝对特异性,如脲酶只能催化尿素水解为CO₂和NH₃，但不能催化甲基尿素水解。另一类酶则特异性较差,可作用于结构类同的一类化合物或化学键,如磷酸酶对一般的磷酸酯都能水解，无论是甘油磷酸酯、葡萄糖磷酸酯或酚磷酸酯,此类酶属于相对特异性。尚有一类酶则系立体异构特异性，即它只能催化一个立体异构体进行反应,或其催化的成果只能生成一个立体异构体。如体内合成蛋白质的氨基酸均为L-型,因此体内参加氨基酸代谢的酶绝大多数均只能作用于L-型氨基酸，而不能作用于D型氨基酸。

(3)酶催化活性的可调整性 酶促反应受多个原因的调控,以适应机体对不停变化的内外环境和生命活动的需要。例如，酶与代谢物在细胞内的区域化分布和进化过程中基因分化

形成的各种同工酶使各组织器官、各亚细胞结构具备各自的代谢特点。酶原的激活使酶在适宜的环境被激活和发挥作用。代谢物通过对代谢途径中核心酶、变构酶的抑制与激活和对酶的共价修饰，对酶活性进行迅速调整。酶生物合成的诱导与阻遏、酶降解速率的调整可发挥对酶活性的长期调整作用。

(4) 酶活性的不稳定性 酶是蛋白质,一切可使蛋白质变性的原因都可使酶变性失活。

了解应用 2 酶的结构与功效

1.分子组成

与其他蛋白质同样，化学本质为蛋白质的天然酶，可分为单纯蛋白质的酶、结合蛋白质的酶两类。单纯蛋白质的酶完全由 α -氨基酸按一定的排列次序组成，如脲酶、某些消化蛋白酶、淀粉酶、脂酶和核糖核酸酶等。牛胰核糖核酸酶就是一条由124个氨基酸残基组成的多肽链。体内大多数酶属于结合蛋白质的酶类。结合蛋白质的酶类除由氨基酸组成的蛋白质部分外,还含有其他小分子有机化合物或金属离子组成的辅助因子。依照辅助因子与酶蛋白结合的牢靠程度不一样,又分为辅基或辅酶。酶的蛋白质部分称为酶蛋白。酶蛋白与辅助因子组合成全酶。辅基与酶蛋白结合牢靠,不能用透析、超滤等简单的物理化学措施使之分开。辅酶与酶蛋白以非共价键结合，可用上述措施使之与酶蛋白分离。体内酶的种类诸多，而辅酶的种类却极少。一般来说，一个酶蛋白只能与一个辅助因子结合，形成一个特异性的酶，而一个辅助因子则可与不一样的酶蛋白结合，形成多个特异性的酶,催化各种特异的化学反应。例如，辅酶 I (NAD^+)为传递氢原子和电子的辅酶，参加氧化还原反应。 NAD^+ 可作为多个脱氢酶的辅酶，如 L-乳酸脱氢酶、丙酮酸脱氢酶、L-谷氨酸脱氢酶等数十种脱氢酶均以 NAD^+ 为其辅酶。

绝大多数辅酶成份中均含有不一样的B族维生素。辅基大多为金属离子,如 Zn^{2+} 为糜蛋白酶辅基， K^+ 为丙酮酸激酶的辅基,但也有以其他有机化合物,如卟啉类为辅基的。

对结合(蛋白质的)酶类而言，决定酶反应特异性的是酶蛋白部分，辅助因子参加酶蛋

白催化的反应,直接与电子、原子或某些化学基团的传递或连结有关。

2.活性中心与必需基团

酶是具备一定空间结构的蛋白质或多肽链。虽然酶分子表面有许多由氨基酸提供的化学基团,但其中只有一小部分基团与酶的催化作用直接有关。酶分子中与酶活性有关的化学基团称为必需基团。这些必需基团与维持酶分子的空间构象有关。酶分子中必需基团在空间位置上相对集中所形成的特定空间结构区域,是酶发挥催化作用的核心部位,称为酶的活性中心。活性中心可与作用物(底物)特异结合,将作用物转化为产物。组成活性中心的必需基团称为活性中心内的必需基团,大多由肽链上远离的氨基酸残基提供,经肽链折叠,使之在空间位置上相互接近,组成活性中心。在结合酶类中,辅基、辅酶也多参加活性中心的组成。尚有些必需基团不参加活性中心组成,为维持活性中心空间构象所必需,是活性中心外的必需基团。常见的必需基团有组氨酸的咪唑基,丝氨酸的羟基,半胱氨酸的巯基,以及谷氨酸的 γ 羧基。当酶蛋白变性时,肽链展开,活性中心被拆散,酶的活性也因而丧失。

3.酶原与酶原的激活

多数酶合成后即具活性,但有少部分酶在细胞内合成后并无活性,此类无活性的酶的前体,称为酶原。当酶原被分泌出细胞,在蛋白酶等的作用下,通过一定的加工剪切,使肽链重新折叠形成活性中心,或暴露出活性中心。由无活性的酶原变成有活性酶的过程称为酶原激活。例如,胰腺合成的糜蛋白酶原无蛋白水解酶活性;当它分泌流入肠中后,受胰蛋白酶的激活,中间切除两段二肽,形成三条肽段,重新折叠,将必需基团集中形成活性中心,糜蛋白酶原从而被激活。

酶原激活具备重要的生理意义。首先保护细胞自身的蛋白质不受蛋白酶的水解破坏,另首先确保合成的酶在特定部位和环境中发挥生理作用。例如,胰腺合成糜蛋白酶是为协助肠中食物蛋白质的消化。构想在胰腺中一旦合成的糜蛋白酶即具活性,就可使胰腺自身的

组织蛋白质水解。急性胰腺炎就是因为胰腺中的糜蛋白酶原、胰蛋白酶原就地被激活所致。血液中一般存在的凝血酶原不会在血管中引起凝血。只有当出血时，血管内皮损伤暴露的胶原纤维所含的负电荷活化了凝血因子XI I,进而将凝血酶原激活成凝血酶，使血液凝固,以预防大量出血。

4.同工酶

在体内并非所有具备相同催化作用的酶,都是同一个蛋白质。在不一样器官中，甚至在同一细胞内,常常含有几个分子结构不一样、理化性质迥异、但却可催化相同化学反应的酶。此类具备相同催化功效，但酶蛋白的分子结构、理化性质和免疫学性质各不相同的一组酶称为同工酶。乳酸脱氢酶（LDH）是由4个亚基组成的蛋白质。组成LDH的亚基有两种类型,一个是重要分布在心肌的H型亚基,另一个是分布于骨骼肌、肝的M型亚基。存在于心肌中的重要LDH由4个H亚基组成（LDH₁），存在于骨骼肌、肝中的重要由4个M亚基组成（LDH₅）。在其他不一样组织中所存在的LDH中,H亚基与M亚基组成百分比各有不一样，可组成H₄（LDH₁）、H₃M（LDH₂）、H₂M₂（LDH₃）、HM₃（LDH₄）及M₄（LDH₅）5种LDH同工酶。这一次序也是它们向正极电泳速度递减的次序,可借以判别这5种同工酶。这5种同工酶在各器官中的分布和含量不一样,各器官组织都有其各自特定的分布酶谱。心肌富含H₄,故当急性心肌梗塞时或心肌细胞损伤时，细胞内的LDH释入血中,同工酶谱分析体现为H₄增高，可辅助该病的诊疗。

【试题】胰蛋白酶在刚被胰腺细胞合成时，以无活性的胰蛋白酶原形式存在。能够在十二指肠激活胰蛋白酶原的物质是

- A. H⁺ B. 氨基肽酶 C. 肠激酶 D. 羧基肽酶 E. K⁺

【解析】 答案：C

本试题“考酶原的激活”胰腺合成的胰蛋白酶原无蛋白水解酶活性;当它分泌流入肠中后,受肠激酶的激活,切除小分子六肽,重新折叠,将必需基团集中形成活性中心,胰蛋白酶原从而被激活。

了解应用 3 影响酶促反应速度的原因

1.酶浓度

在酶促反应体系中,若所用的酶制品中不含抑制物,作用物的浓度又足够大,使酶达成饱和,则反应速度与酶浓度成正比。

2.作用物浓度

假如我们用作用物浓度对反应速度作图能够看出酶促反应呈双曲线型,即当作用物浓度很低时,反应速度(V)伴随作用物浓度([S])的增高,成直线百分比上升。而当作用物浓度继续增高时,反应速度增高的趋势逐渐缓解。一旦当[S]达成相称高时,反应速度不再随[S]的增高而增高,达成了极限最大值,称最大反应速度(V_{max})。当反应速度为最大反应速度二分之一时的[S]为 K_m 值, K_m 值亦称米氏常数,为酶的特性性常数。不一样的酶 K_m 值不一样,同一个酶对不一样作用物有一样的 K_m 值。各种同工酶的 K_m 值不一样,也可借 K_m 以判别之。上述反应过程通过数学推导可得出方程式即米氏方程:

$$V = \frac{V_{max} [S]}{K_m + [S]}$$

3.温度

酶对温度的变化极敏感。若自低温开始,逐渐增高温度,则酶反应速度也随之增加。但抵达某一温度后,继续增加温度,酶反应速度反而下降。这是因为温度对酶促反应有双重影响。高温首先可加速反应的进行,另首先又能加速酶变性而减少有活性酶的数量,减少催化作用。当两种影响适当初,即既不因温度过高而引起酶损害,也不因过低而延缓反应进行时,反应速度最快,此时的温度即为酶的最适温度。温血动物组织中,酶的最适温度一般在 $37^{\circ}C$ 至 $40^{\circ}C$ 之间。仅有极少数酶能耐受较高的温度,例如, Ta g DNA 聚合酶在 $90^{\circ}C$ 以

上仍具备活性。尚有些酶，在较高温度下虽然不体现活性,但却体现为热稳定性,如胰蛋白酶在加热到100℃后，再恢复至室温，仍有活性。大多数酶加热到60℃已不可逆地变性失活。酶的最适温度与酶反应时间有关。若酶反应进行的时间短暂,则其最适温度也许比反应进行时间较长者高。

4.酸碱度

酶活性受其所在环境 pH 的影响而有明显差异。其原因是酶的催化作用重要决定于活性中心及某些必需基团的解离状态，有的需呈正离子状态,有的需呈负离子状态,有的则应处在不解离状态，这就需要一定的 pH 环境使各必需基团处在适当的解离状态，使酶发挥最大活性。一般只在某一 pH 时，其活性最大，此pH 值称为酶的最适pH。pH 偏离最适pH 时，无论偏酸或偏碱，都将使酶的解离情况偏离最适状态，使酶活性减少。各种酶的最适pH 不一样，但大多为中性、弱酸性或弱碱性。少数酶的最适pH 远离中性,如胃蛋白酶的最适pH 为1.5,胰蛋白酶的最适pH 为7.8

5. 激活剂

有些物质能增强酶的活性,称为酶的激活剂。激活剂大多为金属离子，如 Mg^{2+} 、 K^{+} 、 Mg^{2+} 等。少数为阴离子,如 Cl^{-} 能增强唾液淀粉酶的活性，胆汁酸盐能增强胰脂肪酶的活性等。其激活作用的机制，有的也许是激活剂与酶及作用物结合成复合物而起促进作用，有的也许参加酶的活性中心的组成等。

6. 抑制剂

有些物质(不包括蛋白质变性因子)能减弱或停止酶的作用，此类物质称为酶的抑制剂。抑制剂多与酶的活性中心内、外的必需基团结合,抑制酶的催化活性。假如能将抑制剂清除,酶仍体现其原有活性。

(1) 不可逆抑制作用 抑制剂与酶活性中心的必需基团形成共价结合,不能用简单透析、稀释等措施除去,这一类抑制剂称为不可逆性抑制剂；所引起的抑制作用为不可逆性

抑制作用。化学毒剂，如农药 1059、敌百虫等有机磷制剂即属此类。它们的杀虫或机体中毒作用重要是特异地与胆碱酯酶活性中心的丝氨酸羟基结合，使酶失活。乙酰胆碱不能被失活的胆碱酯酶水解而蓄积，引起迷走神经连续兴奋发生中毒症状。

(2)可逆性抑制 抑制剂以非共价键与酶或中间复合物发生可逆性结合使酶活性减少或消失,应用简单的透析、稀释等措施可解除抑制这种抑制剂称为可逆性抑制剂。可逆性抑制剂引起的抑制作用为可逆性抑制作用。可逆性抑制作用的类型可分为下列三种。

竞争性抑制 有些可逆性抑制剂与作用物结构相同，能和作用物竞争酶的活性中心,使酶不能与作用物结合,抑制酶促反应，称为竞争性抑制。此类抑制剂称为竞争性抑制剂。因为抑制剂与酶的结合是可逆的,因此酶促反应抑制程度取决于作用物、抑制剂与酶的亲合力及二者浓度的相对百分比。在竞争性抑制过程中,若增加作用物的浓度,则竞争时作用物占优势,抑制作用能够减少，甚至解除，这是竞争性抑制的特点。例如，琥珀酸脱氢酶可催化琥珀酸的脱氢反应,却不能催化丙二酸或戊二酸发生脱氢反应。但二者与琥珀酸结构类似，均为琥珀酸脱氢酶的竞争性抑制剂。又如,磺胺类药物对多个细菌有抑制作用。这是因为细菌的生长繁殖有赖于核酸的合成,而磺胺药的结构与核酸合成时所需的四氢叶酸中的对氨基苯甲酸结构同性，因而能与对应的酶竞争结合，抑制细菌。

非竞争性抑制 有些非竞争性抑制剂可与活性中心外的必需基团结合，而不影响作用物与酶的结合，二者在酶分子上结合的位点不一样。这么形成的酶-作用物-抑制剂复合物不能释放产物,这种抑制作用不能用增加作用物的浓度消除抑制故称非竞争性抑制。

反竞争性抑制 此类抑制剂与非竞争性抑制剂不一样,它只能与酶-作用物复合物结合,而不与游离酶结合，这种抑制作用称为反竞争性抑制。

【试题 1】 K_m 值是指反应速度为 $0.5V_{max}$ 时的

- A. 酶浓度 B. 底物浓度 C. 抑制剂浓度 D. 激活剂浓度 E. 产物浓度

【解析】答案:B

本试题“考底物浓度对酶促反应速度的影响”, K_m 值是米氏常数,指的是当酶促反应速度达成 $0.5V_{max}$ 时的底物浓度。

【试题2】某些有机磷制剂,如敌百虫能与酶活性中心的丝氨酸残基上的羟基牢靠结合,从而抑制此酶的活性,试问敌百虫属于

- A.竞争性抑制剂 B.不可逆抑制剂 C.反竞争性抑制剂
D.变构抑制剂 E.非竞争性抑制剂

【解析】答案: B

本试题“考抑制剂对酶促反应的影响”。

四、糖代谢

糖是自然界存在的一大类有机化合物,其化学本质为多羟基醛,或多羟基酮及其衍生物或多聚物。在糖代谢中,葡萄糖代谢居重要地位。人体内所有组织细胞都可利用葡萄糖,人体约50%-70%的能量由糖代谢提供。葡萄糖可转变为多个非糖物质,某些非糖物质亦可转变为葡萄糖。糖的生理功效是为机体生命活动提供能量、参加组成人体组织结构,例如糖蛋白和糖脂是细胞膜的重要组成成份等。糖还能够组成体内多个重要的生物活性物质。

了解应用1 糖的分解代谢

1.糖酵解基本途径、核心酶和生理意义

在缺氧状态下,葡萄糖生成乳酸的过程称为糖的无氧酵解(简称糖酵解)。糖酵解的代谢过程可分为三个阶段:第一阶段包括葡萄糖转变成3-磷酸甘油醛,此阶段需要ATP;第二阶段为3-磷酸甘油醛转变为丙酮酸,在此阶段中有ATP的生成;第三阶段为丙酮酸还原为乳酸。糖酵解的所有反应过程均在胞浆中进行。

第一阶段:磷酸丙糖的生成

(1)葡萄糖磷酸化为6-磷酸葡萄糖,催化此反应的酶是己糖激酶(肝内为葡萄糖激酶),由ATP提供磷酸基和能量,这一步是不可逆反应。

(2)6-磷酸葡萄糖转变为6-磷酸果糖,反应可逆。

(3)6-磷酸果糖转变为1,6-双磷酸果糖,是第二个磷酸化反应,由6-磷酸果糖激酶-1催化,为不可逆反应。

(4)6碳的1,6-双磷酸果糖裂解为2分子能够互变的磷酸二羟丙酮和3-磷酸甘油醛,二者称为磷酸丙糖,反应可逆。

第二阶段:丙酮酸的生成

(5)3-磷酸甘油醛氧化为1,3-二磷酸甘油酸,生成1分子NADH+H⁺和含有一个高能磷酸键的1,3-二磷酸甘油酸。

(6)1,3-二磷酸甘油酸转变为3-磷酸甘油酸,生成1分子ATP。这种作用物上的高能磷酸键转移给ADP成为ATP的过程称为作用物水平的磷酸化作用。

(7)3-磷酸甘油酸转变为2-磷酸甘油酸,反应可逆。

(8)2-磷酸甘油酸转变为含有高能磷酸键的磷酸烯醇式丙酮酸,反应可逆。

(9)磷酸烯醇式丙酮酸转变为丙酮酸,由丙酮酸激酶催化,有ATP生成。反应不可逆。

第三阶段:丙酮酸还原为乳酸

(10)丙酮酸接收在上述反应(5)生成的NADH+H⁺,还原为乳酸。反应可逆。

糖酵解的核心酶是己糖激酶(肝内为葡萄糖激酶)、6-磷酸果糖激酶-1和丙酮酸激酶。这三种酶是糖酵解途径的限速酶,其活性可受别构效应剂和激素的调整。限速酶活性的高低决定着糖酵解的速度和方向。

糖酵解的生理意义在于当机体缺氧或进行激烈运动导致肌肉血流相对不足时,能量重要通过糖酵解取得。成熟红细胞没有线粒体,需完全依托糖酵解供应能量。神经、白细胞、

骨髓等组织细胞代谢极为活跃，在有氧情况下也常由糖酵解提供部分能量。

2.糖有氧氧化的基本过程、核心酶和生理意义

酵解途径产生的丙酮酸在缺氧状态下还原为乳糖。在有氧状态下,酵解产生的 $\text{NADH} + \text{H}^+$ 进入线粒体,经电子传递链的氧化作用生成 H_2O ，并生成 ATP,同时，丙酮酸也进入线粒体,经氧化脱羧生成乙酰 CoA。后者进入三羧酸循环彻底氧化成 CO_2 、水并释放能量。葡萄糖在有氧条件下彻底氧化成水和二氧化碳并产生大量能量的过程称为有氧氧化。有氧氧化是糖氧化的重要方式,体内绝大多数细胞都要通过此途径取得能量。

糖的有氧氧化可分为三个阶段。第一阶段:葡萄糖在胞液经糖酵解途径分解成丙酮酸。第二阶段:丙酮酸由胞液进入线粒体，氧化脱羧生成乙酰 CoA。第三阶段:在线粒体内,乙酰 CoA 进入三羧酸循环被彻底氧化。

(1) 葡萄糖分解成丙酮酸，反应步骤同糖的无氧酵解,反应过程中生成的 $\text{NADH} + \text{H}^+$ 被转运进线粒体，通过呼吸链将其中的 2 个氢氧化成水,并生成 ATP。

(2)丙酮酸的氧化脱羧,生成乙酰 CoA。此反应由丙酮酸脱氢酶复合体催化。

(3)乙酰 CoA 进入三羧酸循环被彻底氧化。这个循环以乙酰 CoA 和草酰乙酸缩合成含有三个羧基的柠檬酸开始,故称为三羧酸循环。三羧酸循环的反应过程如下:①乙酰 CoA 和草酰乙酸缩合成柠檬酸，反应由柠檬酸合酶催化。②柠檬酸转变成异柠檬酸。③异柠檬酸转变成 α 酮戊二酸,反应由异柠檬酸脱氢酶催化。④ α 酮戊二酸氧化脱羧生成含有高能硫酯键的琥珀酰 CoA,反应由 α 酮戊二酸脱氢酶复合体催化。⑤) 琥珀酰 CoA 转变为琥珀酸，琥珀酰 CoA 的高能硫酯键水解，生成 GTP，反应可逆。这是作用物水平磷酸化的又一个例子。⑥琥珀酸脱氢生成延胡索酸，由琥珀酸脱氢酶催化,辅酶是 FAD。⑦延胡索酸生成苹果酸。⑧苹果酸生成草酰乙酸和 $\text{NADH} + \text{H}^+$ 。这是三羧酸循环的最后一步反应，反应可逆。

三羧酸循环的核心酶是柠檬酸合酶、异柠檬酸脱氢酶和 α 酮戊二酸脱氢酶复合体。三

羧酸循环是糖、脂、蛋白质三大物质最后氧化的共同途径；是糖、脂、某些氨基酸代谢联系和互变的枢纽；是体内产生 CO_2 和能量的重要机制之一。一克分子（1 摩尔）乙酰 CoA 经三羧酸循环彻底氧化可生成 10 克分子（10 摩尔）ATP。1 摩尔葡萄糖在体内经有氧氧化分解代谢可净生成 30 或 32 摩尔 ATP。

糖有氧氧化的生理意义：①为机体的生理活动提供能量。糖在有氧条件下彻底氧化释放的能量远多于糖酵解。在正常生理条件下，体内大多数组织细胞皆从糖的有氧氧化取得能量，一克分子葡萄糖在体内经有氧氧化彻底分解可净生成 30 或 32 克分子 ATP。②糖有氧氧化途径中许多中间代谢产物是体内合成其他物质的原料，故与其他物质代谢亲密联系。③糖有氧氧化途径与糖的其他代谢途径亦有亲密联系，如糖酵解、磷酸戊糖途径、糖醛酸、果糖、半乳糖的代谢等。

3. 磷酸戊糖途径的生理意义

(1) 为核酸的合成提供核糖。

(2) 磷酸戊糖途径生成大量的 $\text{NADPH} + \text{H}^+$ ，作为供氢体参加多个代谢反应。

(3) 通过磷酸戊糖途径中的转酮醇基及转醛醇基反应，使各种糖在体内得以相互转变。

【试题】 丙酮酸脱氢酶复合体催化底物的脱氢反应，是糖的有氧氧化过程中非常重要的步骤，需要一组维生素作辅酶，请选择正确一组

- A. 维生素 B_1 、 B_2 、 B_6 、 B_{12} 和维生素 C
- B. 维生素 B_1 、 B_2 、 B_6 、 B_{12} 和硫辛酸
- C. 维生素 B_1 、 B_2 、生物素、泛酸和维生素 E
- D. 维生素 B_1 、 B_2 、硫辛酸、泛酸和维生素 PP
- E. 维生素 B_1 、 B_2 、维生素 K、泛酸和生物素

【解析】答案:D

本试题“考丙酮酸脱氢酶复合体的辅酶由哪些维生素组成”丙酮酸脱氢酶复合体由5种辅酶组成,其中维生素 B_1 ——TPP、 B_2 ——FAD、硫辛酸——四氢硫辛酸、泛酸——辅酶A和维生素PP——辅酶I。

了解应用2 糖原的合成与分解

1.概念

葡萄糖合成糖原的过程称为糖原合成,糖原合成的限速酶是糖原合酶。从葡萄糖合成糖原是一个耗能过程。

糖原分解习惯指肝糖原分解为葡萄糖。糖原的分解的限速酶是磷酸化酶。

2. 生理意义

糖原是动物体内糖的储存形式。肝和肌肉是贮存糖原的重要组织器官,但肝糖原和肌糖原的生理功效有很大不一样。肌糖原重要为肌肉收缩提供能量,肝糖原是血糖的重要起源,这对于某些依赖葡萄糖作为能源的组织,如脑、红细胞等尤为重要。

了解应用3 糖异生

1. 概念

非糖物质形成葡萄糖的过程称为糖异生。所利用的非糖物质包括各种氨基酸、乳酸、丙酮酸、丙酸和甘油等。

2.反应途径的核心酶

糖异生途径基本是糖酵解的逆反应过程。糖酵解途径中大多数反应是可逆的,但由己糖激酶、磷酸果糖激酶和丙酮酸激酶催化的反应是不可逆的,必须通过其他的酶催化,才能越过这三个不可逆反应进行糖异生。

(1) 丙酮酸转变为磷酸烯醇式丙酮酸,反应由两步反应组成,分别由丙酮酸羧化酶和磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶催化。乳酸、丙氨酸及三羧酸循环的中间产物在进行糖异生时都需

要通过这条通路。

(2) 1, 6-双磷酸果糖转变为 6-磷酸果糖, 此反应由果糖二磷酸酶催化, 从而越过了糖酵解中由磷酸果糖激酶催化的第二个不可逆反应。

(3) 6-磷酸葡萄糖水解为葡萄糖, 此反应由葡萄糖-6-磷酸酶催化, 从而越过了糖酵解中由己糖激酶(葡萄糖激酶)催化的第一个不可逆反应。

由此可见, 参加糖异生反应的核心酶有丙酮酸羧化酶、磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶、果糖二磷酸酶和葡萄糖-6-磷酸酶。

3. 生理意义

糖异生作用最重要的生理意义是在空腹或饥饿情况下保持血糖浓度的相对恒定。体内某些组织如脑组织不能利用脂肪酸, 重要依托葡萄糖供应能量。成熟红细胞没有线粒体, 完全通过糖酵解取得能量。在不进食的情况下, 机体靠肝糖原的分解维持血糖浓度, 但肝糖原不到 12 小时即消耗殆尽, 此后机体重要靠糖异生维持血糖浓度的相对恒定。因此, 在空腹或饥饿情况下, 糖异生作用对保障大脑等重要组织器官的能量供应具备重要意义。

糖异生作用也有利于乳酸的利用。

糖异生作用对于预防酸中毒, 调整机体酸碱平衡有重要作用。长期禁食后, 肾的糖异生作用增强, 也许是因为饥饿导致代谢性酸中毒导致的。体液 pH 减少可促进肾小管中磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶的合成, 从而使糖异生作用增强。当肾中 α -酮戊二酸因异生成糖而减少时, 可促进谷氨酰胺脱氨生成谷氨酸以及谷氨酸的脱氨反应。肾小管细胞将 NH_3 分泌入管腔中与原尿中的 H^+ 结合, 有利于排氢保钠作用的进行。

【试题】 机体内几乎每一个化学反应都有对应的酶催化, 它们首尾相连组成一定的代谢途径, 有些反应是某些代谢途径特有的反应。在下列反应中, 不属于糖原合成或分解途径的是

- A. 葡萄糖→6-磷酸葡萄糖
- B. 1-磷酸葡萄糖→6-磷酸葡萄糖
- C. 二磷酸尿苷葡萄糖+糖原 n→糖原 (n+1)+二磷酸尿苷
- D. 1-磷酸葡萄糖→二磷酸尿苷葡萄糖
- E. 6-磷酸葡萄糖→1-磷酸果糖

【解析】答案:E

本试题“考糖原合成与分解途径”。

了解应用 4 血糖

1. 概念

血液中的葡萄糖称为血糖。血糖含量随进食、运动等变化而有所波动，但空腹血糖水平相称恒定，维持在 $3.89 \sim 6.11 \text{ mmol/L}$ 之间。血糖浓度维持在恒定范围得益于血糖的起源与去路一直处在动态平衡。血糖浓度的相对恒定对确保组织器官、尤其是大脑的正常生理活动具备重要意义。

2. 血糖的起源和去路

起源:

- (1) 食物中的糖经消化吸收进入血中,这是血糖的重要起源。
- (2)肝糖原分解，这是空腹时血糖的直接起源。
- (3)糖异生作用。
- (4)其他的单糖,假如糖、半乳糖等单糖也可转变为葡萄糖以补充血糖。

去路:

- (1)葡萄糖在各组织中氧化分解供能，这是血糖的重要去路。
- (2)葡萄糖在肝、肌肉等组织中合成糖原。

(3)转变为非糖物质，如脂肪、非必需氨基酸、多个有机酸等。

(4)转变为其他糖及衍生物，如核糖、脱氧核糖、唾液酸、氨基糖等。

(5)当血糖浓度过高时，超出了肾糖阈（约 8.89 mmol/L ）时，葡萄糖即由尿中排出，出现糖尿。

3. 血糖浓度的调整

人体具备高效调整血糖浓度的机制，这种机制包括了肝、肌肉等组织器官以及激素和神经对血糖浓度的调整。

(1)肝、肌肉等器官对血糖浓度的调整 肝是调整血糖浓度最重要的器官。肝以肝糖原的形式贮存葡萄糖，进食后肝贮存糖原的量可达肝重的 $4\% \sim 5\%$ ，总量可达 70 g 。在空腹状态下，肝可将贮存的糖原分解为葡萄糖以补充血糖。另外，肝还可通过糖异生作用维持禁食状态下血糖浓度的相对恒定。

肌肉通过对血糖的摄取利用也对血糖浓度有一定的调整作用。肌肉可利用血糖合成肌糖原，肌糖原约占肌肉重量的 $1\% \sim 2\%$ ，此值虽低于肝，但其总量可达 $120 \sim 140 \text{ g}$ 。因此，肌肉也是贮存糖原的重要组织。但因为肌肉缺乏糖原分解时所需要的葡萄糖-6-磷酸酶，因此肌糖原不能分解为葡萄糖以直接补充血糖。但肌肉激烈运动时，肌糖原分解产生大量乳酸，可通过乳酸循环在肝将乳酸异生为葡萄糖或肝糖原。

(2)激素的调整 多个激素可对血糖浓度进行调整。其中减少血糖的激素有胰岛素，升高血糖的激素有肾上腺素、胰高血糖素、糖皮质激素和生长素等。

(3)神经调整 全身各组织的糖代谢还受神经的整体调整。如当血糖浓度低于正常时，交感神经兴奋，可使肾上腺髓质增加肾上腺素的分泌，从而使血糖浓度升高。而迷走神经兴奋时，肝糖原合成增加，血糖水平减少。

上述几方面作用并非孤立进行，而是相互协同又相互制约地协调一致，以维持血糖浓度的相对恒定。

4.高血糖和低血糖

(1) 高血糖及糖尿病 临床上将血糖浓度高于 6.11 mmol/L (葡萄糖氧化酶法)称为高血糖。当血糖浓度超出肾糖阈时,葡萄糖即从尿中排出,可出现糖尿。在生理情况下也可出现高血糖和糖尿,如情绪激动时通过交感神经调整,促进肾上腺素等分泌增加,肝糖原分解,血糖浓度升高,出现糖尿,称为情感性糖尿;一次性食入大量的糖,血糖急剧升高,出现糖尿称为饮食性糖尿;临床上点滴葡萄糖过快也会引起糖尿。以上情况的特点是高血糖和糖尿都是暂时的,且空腹血糖水平正常。

连续性高血糖和糖尿,尤其是空腹血糖水平和糖耐量曲线高于正常,重要见于糖尿病。糖尿病型糖耐量曲线的体现为:空腹血糖较正常型高,进食糖后血糖迅速升高,并可超出肾糖阈,同时出现糖尿。或在本来已经有糖尿的基础上尿糖含量深入升高。2小时血糖含量不能恢复到空腹血糖水平。

糖尿病是一个常见的、有一定遗传倾向的代谢性疾病。临床常见的糖尿病有两类:胰岛素依赖型(1型)和非胰岛素依赖型(2型)。它们的病因和发病机制不一样,目前尚在研究中。1型糖尿病常见于小朋友,2型糖尿病常见于成年人。我国糖尿病患者以II型居多。

某些慢性肾炎、肾病综合征等肾脏疾患致肾对糖的重吸取障碍也可出现糖尿,但血糖及糖耐量曲线均正常。

(2) 低血糖 空腹血糖浓度低于 3.89 mmol/L (葡萄糖氧化酶法)时称为低血糖。出现低血糖的原因有:①胰性,如胰岛 α -细胞功效低下、胰岛 β 细胞功效亢进等。②肝性,如肝癌、糖原累积病等。③内分泌异常,如肾上腺皮质功效低下、垂体功效低下等。④肿瘤,如胃癌等。⑤饥饿或不能进食者。

血糖水平过低,会影响脑细胞的功效,从而出现头晕、心悸、倦怠、饥饿感等,严重时出现昏迷,称为低血糖休克,如不及时给患者补充葡萄糖,可导致死亡。

五、生物氧化

了解应用 1 概述

1. 生物氧化的概念

生物氧化是指物质在生物体内的氧化分解过程。生物氧化过程在细胞的线粒体内及线粒体外均可进行,但氧化过程不一样。线粒体内的氧化伴有 A T P 的生成,而线粒体外如内质网、过氧化物酶体(微粒体)等的氧化不伴有 A T P 的生成,重要和代谢物或药物、毒物的生物转化有关。

2.生物氧化的特点

糖、脂类及蛋白质等营养物质在体内及体外都能氧化产生 CO_2 和 H_2O 。但体内的生物氧化与体外燃烧不一样。

(1)生物氧化是在细胞内由酶催化的氧化反应,几乎每一反应步骤都由酶催化。反应不需要高温,也不需要强酸、强碱及强氧化剂的协助,在体温及近中性的 pH 环境中即可进行。

(2)生物氧化是逐渐进行、逐渐完成的,因此反应不会骤然放出大量能量,当然更不会产生高温、高热。反应中逐渐释放的能量有相称一部分可使 A D P 磷酸化生成 A T P,从而储存在 A T P 分子中,以供机体生理生化活动之需。

了解应用 2 呼吸链

1.呼吸链的概念

酶和辅酶在线粒体内膜上按一定次序排列组成的递氢或递电子体系称为呼吸链。

2.两条呼吸链的组成和排列次序

(1)组成和作用 呼吸链重要成份有如下五类:①辅酶 I(尼克酰胺腺嘌呤二核苷酸, NAD^+)和辅酶 II(尼克酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸, NAD^+P^+)。 NAD^+ 作为许多不需氧脱氢酶的辅酶,将作用物的脱氢与呼吸链的传递氢过程联系起来,是递氢体。②黄素酶或黄素蛋白(FP)。黄素酶种类诸多,但辅基只有两种:黄素单核苷酸(FMN) 和 黄素腺嘌呤二核苷酸

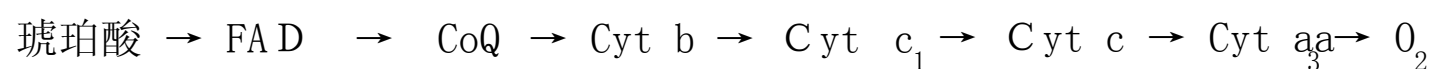
(FAD)。FMN 和 FAD 分子能可逆地进行加氢和脱氢反应,故也是递氢体,其分子中每次能接收两个氢原子。③铁硫蛋白(Fe-S)。铁硫蛋白是一类在分子中含有非血红素铁和对酸不稳定的含硫蛋白质。铁硫蛋白种类较多,在线粒体内膜上往往与黄素酶或细胞色素结合成复合物存在。铁硫蛋白分子中所含的 Fe-S 组成活性中心,称为铁硫中心 (Fe-S),其中的铁能可逆地进行氧化还原反应,每次传递一个电子。④辅酶 Q (CoQ)。辅酶 Q 为一脂溶性醌类化合物,广泛存在于生物界,又名泛醌。其分子中的苯醌结构能可逆地进行加氢和脱氢反应,是递氢体。⑤细胞色素(Cyt)。细胞色素是一类以铁卟啉为辅基的结合蛋白质,可分为 a、b、c 三大类,每类又有若干种。重要的细胞色素有 a、a₃、b、c 和 c₁。它们共同的作用特点是作为电子传递体,其卟啉环中的铁离子进行可逆的氧化还原反应。细胞色素 a 与 a₃ 不易分开,统称为细胞色素 aa₃,亦称为细胞色素氧化酶。

(2)呼吸链各成份的排列次序 线粒体内参加氧化磷酸化的呼吸链重要有两条,即 NADH 氧化呼吸链和 FAD H₂ 氧化呼吸链。这两条呼吸链的组成和排列次序是:

NADH 氧化呼吸链:



琥珀酸氧化呼吸链:



了解应用 3 ATP 的生成

1. ATP 的生成方式

体内 ATP 的生成方式有两种,一个是作用物水平的磷酸化,代谢过程中产生的高能化合物可直接将其高能键中贮存的能量传递给 ADP,使 ADP 磷酸化形成 ATP。

体内生成 ATP 的第二种方式是在电子传递过程中发生 ADP 磷酸化,这也是 ATP 生成的重要方式。由代谢物脱下的氢通过呼吸链传递给氧生成水,同时逐渐释放能量,使 ADP 磷酸化形成 ATP。呼吸链电子传递的氧化过程与 ADP 磷酸化、生成 ATP 相偶联的过程

称氧化磷酸化。

2.影响氧化磷酸化的原因

(1)抑制剂 正常情况下,电子传递和磷酸化是紧密结合的。有些化合物可影响电子传递或干扰磷酸化反应,其成果均可使氧化磷酸化不能正常进行。假如只有代谢物的氧化过程,而不伴随有ADP的磷酸化,则称为氧化磷酸化的解偶联。依照不一样的化学原因对氧化磷酸化作用的影响方式不一样,可划分为三大类。①呼吸链抑制剂,能够阻断呼吸链中某部位电子传递而使氧化受阻的物质(药物或毒物)称为呼吸链抑制剂。如鱼藤酮、粉蝶霉素A及异戊巴比妥、安密妥等,它们与NADH-Q还原酶中的铁硫蛋白结合,阻断电子由NADH向CoQ的传递。抗霉素A、二巯基丙醇抑制cyt b与cyt c₁间的电子传递。氰化物,叠氮化物, H₂S及CO抑制细胞色素氧化酶,使电子不能传递给氧。另外,尚有一个铁螯合剂(简称TIFA)能够特异抑制还原当量从黄素蛋白(辅基为FAD)至CoQ的传递。此类抑制剂可使细胞呼吸停止,引起机体迅速死亡。②解偶联剂,此类化合物的作用是使电子传递和ATP形成两个偶联过程分离,故称解偶联剂。此类化合物只抑制ATP的生成过程,不抑制电子传递过程,使电子传递所产生的自由能都转变为热能。因为此类试剂使电子传递失去正常的控制,导致过度地利用氧和燃料底物,而能量得不到储存。经典的解偶联剂是2,4-二硝基酚(DNP),因DNP为脂溶性物质,在线粒体内膜中可自由移动,当其进入基质后可释出H⁺,返回胞液侧后可再结合H⁺,从而使H⁺的跨膜梯度消除,使氧化过程释放的能量不能用于ATP的合成反应,因此又称为质子载体。其他某些酸性芳香族化合物(如双香豆素、三氟甲氧基苯胺羰基氰化物、水扬酰苯胺等)也有同样作用。解偶联剂对底物水平的磷酸化没有影响。③ATP合酶抑制剂,与呼吸链抑制剂不一样,此类试剂的作用特点是既抑制氧的利用又抑制ATP的形成,但不直接抑制电子传递链上载体的作用。如寡霉素可结合ATP合酶的F₀单位,二环己基羰二亚胺共价结合F₀的c亚基,阻断H⁺从F₀半通道回流,抑制ATP合酶活性。

以上内容仅为本文档的试下载部分，为可阅读页数的一半内容。如要下载或阅读全文，请访问：<https://d.book118.com/386043135204011014>