

## 第 9 章 糖代谢

### 一、教学大纲根本要求

糖酵解、三羧酸循环、乙醛酸循环、磷酸戊糖途径、糖原的合成与分解、糖异生作用。对各条代谢途径的阐述内容主要包括：酶促反应步骤、作用部位、代谢特点、能量转换关系、生理意义、关键酶的调控以及各条代谢途径之间的关系。

### 二、本章知识要点

#### (一) 糖酵解〔葡萄糖→丙酮酸〕

##### 1. 酵解与发酵

酵解作用是葡萄糖在无氧的条件下分解成丙酮酸并生成少量 ATP 的过程。它是动物、植物、微生物细胞中葡萄糖分解产生能量的共同代谢途径。厌氧有机体（如酵母等）把糖酵解生成的 NADH 中的氢交给丙酮酸脱羧后的产物乙醛，使之生成乙醇的过程称为酒精发酵。如果将氢交给丙酮酸生成乳酸那么称为乳酸发酵。酵解作用与发酵作用的终产物不同，但其所经过的中间步骤那么几乎完全一样。

##### 2. 糖酵解途径

酵解反应过程可分为两个阶段，十步反应，催化反应所需的 10 种酶均分布在细胞质中。

酵解途径的第一阶段是消耗能量的过程，一分子葡萄糖〔六碳〕转变成二分子 3-磷酸甘油醛〔三碳〕。即葡萄糖经过两次磷酸化生成 1, 6-二磷酸果糖，1, 6-二磷酸果糖裂解成磷酸二羟丙酮和 3-磷酸甘油醛，二者可以酶促互变。这个阶段由己糖激酶和磷酸果糖激酶催化的反应是耗能的不可逆反应，反应所需的能量和磷酸基由 ATP 提供。因此，这个阶段需要消耗 2 分子 ATP。

第二阶段是产能的过程，将 3-磷酸甘油醛转变成丙酮酸。即在 3-磷酸甘油醛脱氢酶催化下，3-磷酸甘油醛同时进行脱氢和磷酸化反应，生成高能化合物 1, 3-二磷酸甘油酸和一分子 NADH+H<sup>+</sup>。之后，磷酸甘油酸激酶催化 1, 3-二磷酸甘油酸生成 3-磷酸甘油酸，同时通过底物水平磷酸化生成 1 分子 ATP。3-磷酸甘油酸变位生成 2-磷酸甘油酸，再经烯醇化酶催化生成高能化合物磷酸烯醇式丙酮酸，后者在丙酮酸激酶催化下生成丙酮酸〔第三步不可逆反应〕，并再一次进行底物水平磷酸化生成 1 分子 ATP。在这一阶段，3-磷酸甘油醛脱氢酶是酵解中唯一催化脱氢反应的酶，酶的辅酶为 NAD，因碘乙酸可与其活性残基的-SH 作用而成为此酶的强烈抑制剂。砷酸可以和磷酸竞争结合此酶，因此成为这一步氧化和磷酸化反应的解偶联剂。

##### 3. 糖酵解的意义

酵解的第一阶段，由葡萄糖生成 1, 6-二磷酸果糖需要消耗 2 分子 ATP。第二阶段，1, 3-二磷酸甘油酸及磷酸烯醇式丙酮酸反应中各形成 2 分子 ATP〔1 分子六碳糖裂解成 2 分子三碳糖〕。因此糖酵解过程净产生 2 分子 ATP。另外，假设 3-磷酸甘油醛脱氢反应生成的 2 分子 NADH+H<sup>+</sup>进入呼吸链氧化，那么可以

产生 5 分子 ATP。

糖酵解在生物体中普遍存在，它在无氧及有氧条件下都能进行，是葡萄糖进行有氧或无氧分解的共同代谢途径。通过糖酵解，生物体获得生命活动所需的局部能量。对于厌氧生物或供氧缺乏的组织来说，糖酵解是糖分解的主要形式，也是获得能量的主要方式。成熟的红细胞由于没有线粒体等亚细胞器，故能量的来源主要是糖酵解。

糖酵解途径中形成的许多中间产物，可以作为合成其他物质的原料。如磷酸二羟丙酮可以转变为甘油，丙酮酸可以转变为丙氨酸或乙酰 CoA，乙酰 CoA 是脂肪酸合成的原料，因此，酵解途径又是糖代谢与脂肪代谢相互联系的桥梁。

#### 4. 糖酵解的调控

酵解中催化三步不可逆反应的酶：己糖激酶、磷酸果糖激酶和丙酮酸激酶控制着糖酵解的速度，以满足细胞对 ATP 和合成原料的需要。

(1) 磷酸果糖激酶是糖酵解过程中最重要的调节酶，酵解的速度主要取决于该酶的活性。磷酸果糖激酶的活性受多种代谢物浓度的影响，如高浓度的 ATP、柠檬酸、脂肪酸可抑制其活性。这些物质增多，反映了细胞内有较丰富的能源和中间产物，以供给其他代谢途径利用，因而机体有必要将糖酵解途径减速，以免过多消耗葡萄糖。相反，ADP、AMP、2, 6-二磷酸果糖那么可促进其活性，加速糖酵解的进行，以便为机体提供能量和合成原料。

(2) 己糖激酶受高浓度的 6-磷酸葡萄糖的反响抑制。但由于 6-磷酸葡萄糖是一个具有多种去向的中间产物。它既可以经异构生成 6-磷酸果糖后再磷酸化为 1, 6-二磷酸果糖，也可以进入磷酸戊糖途径进行转变，还可以经磷酸酯酶水解成葡萄糖或经 1-磷酸葡萄糖转变为糖原。因此己糖激酶不是酵解的关键酶。

(3) 丙酮酸激酶受高浓度的 ATP、乙酰 CoA、脂肪酸等代谢物的抑制。1, 6-二磷酸果糖为此酶的激活剂。

可见，糖酵解过程中根本上是单向的关键酶是磷酸果糖激酶和丙酮酸激酶。

#### 5. 丙酮酸的去路

从葡萄糖到丙酮酸的酵解反响不需要氧的参与，但不管机体处于有氧还是无氧状态，糖酵解都能进行。酵解产物丙酮酸的去路却取决于机体组织的供氧状况。(1)在无氧条件下，3-磷酸甘油醛脱氢反响产生的  $\text{NADH}+\text{H}^+$  不能经过电子传递体系氧化，而是用于使丙酮酸复原生成乳酸（即糖的无氧酵解）。(2)在有氧的条件下， $\text{NADH}+\text{H}^+$  经过电子传递体系被重新氧化，丙酮酸那么进入线粒体变成乙酰 CoA 参加三羧酸循环，最后被彻底氧化成  $\text{CO}_2$  和  $\text{H}_2\text{O}$ （即糖的有氧氧化）。(3)在酵母菌生醇发酵中，丙酮酸脱羧酶催化丙酮酸脱羧生成乙醛，乙醛被  $\text{NADH}+\text{H}^+$  复原生成乙醇。

### (二) 三羧酸循环（丙酮酸 $\rightarrow$ 乙酰 CoA $\rightarrow$ $\text{CO}_2+\text{H}_2\text{O}$ ）

丙酮酸以后的氧化在线粒体中进行。可分为两个阶段：第一阶段，丙酮酸氧化脱羧成为乙酰 CoA。第二阶段，乙酰 CoA 的乙酰基局部经过三羧酸循环彻底氧化成为  $\text{CO}_2$  和  $\text{H}_2\text{O}$ ，同时释放出大量能量。

### 1. 丙酮酸生成乙酰 CoA

丙酮酸氧化脱羧形成乙酰 CoA 的反映，是连接酵解和三羧酸循环的中心环节，由丙酮酸脱氢酶系催化，反映不可逆。丙酮酸脱氢酶系是一个多酶复合体，位于线粒体内膜上。多酶复合体系包括三种酶：丙酮酸脱羧酶（酶 1，关键酶）、二氢硫辛酸乙酰转移酶（酶 2）、二氢硫辛酸脱氢酶（酶 3）和六种辅因子：TPP、硫辛酸、FAD、 $\text{NAD}^+$ 、CoA-SH 和  $\text{Mg}^{2+}$ 。反映产物包括乙酰 CoA、 $\text{CO}_2$ 、 $\text{NADH}+\text{H}^+$ 。这是糖有氧分解途径中第一个产生  $\text{CO}_2$  的反映。产物乙酰 CoA 可以进入三羧酸循环继续氧化，或参与脂肪酸的合成代谢等， $\text{NADH}+\text{H}^+$  那么进入呼吸链氧化。

丙酮酸脱氢酶系的活性受产物乙酰 CoA（抑制酶 2）和  $\text{NADH}$ （抑制酶 3）的抑制，并受能荷的控制和磷酸化的共价修饰调节。当  $[\text{ATP}]/[\text{ADP}]$ 、 $[\text{NADH}+\text{H}^+]/[\text{NAD}^+]$ 、 $[\text{乙酰 CoA}]/[\text{CoA}]$  比值高时，丙酮酸脱羧酶分子中一个特殊的丝氨酸残基被磷酸化后酶失去活性，反之那么去磷酸化恢复活性。丙酮酸到乙酰 CoA 的反映处于代谢途径的分支点，由于反映不可逆，所以动物不能将乙酰 CoA 转变为葡萄糖。

### 2. 三羧酸循环（简称 TCA 循环）

三羧酸循环是由乙酰 CoA 进入循环与草酰乙酸缩合成含三个羧基的柠檬酸开始，因此又称为柠檬酸循环或 Krebs 循环（Krebs 1937 年提出）。反映中经过异柠檬酸脱氢酶和  $\alpha$ -酮戊二酸脱氢酶系催化的两次脱羧反映，生成 2 分子  $\text{CO}_2$ ，这相当于乙酰 CoA 的 2 个碳原子被氧化成  $\text{CO}_2$ 。就碳原子的数量而言，进入循环的碳原子数与循环中释放出的碳原子数完全相等。但释放的  $\text{CO}_2$  分子中的碳原子并不是进入循环的乙酰基上的碳原子，而是来自于草酰乙酸中的  $\text{C}_1$  和  $\text{C}_4$ 。

循环包括四步脱氢反映，其中异柠檬酸脱氢酶、 $\alpha$ -酮戊二酸脱氢酶和苹果酸脱氢酶以  $\text{NAD}^+$  为辅酶，产生 3 分子的  $\text{NADH}+\text{H}^+$ 。琥珀酸脱氢酶以 FAD 为辅基，产生 1 分子的  $\text{FADH}_2$ 。循环中大多数酶位于线粒体基质，只有琥珀酸脱氢酶嵌在线粒体内膜上。

琥珀酰 CoA 形成琥珀酸的反映伴随有底物水平磷酸化生成 1 分子 GTP。因为 GTP 能够将 ADP 磷酸化产生 ATP，因此产生 1 分子 GTP 也就是产生了 1 分子 ATP。

循环产生的  $\text{NADH}+\text{H}^+$  和  $\text{FADH}_2$  经过电子传递体系氧化。当电子和氢质子通过电子传递体系传递给  $\text{O}_2$  的同时偶联生成 ATP。一分子  $\text{NADH}+\text{H}^+$  生成分子 ATP，一分子  $\text{FADH}_2$  生成分子 ATP。加上一步底物水平磷酸化反映，因此一分子乙酰 CoA 通过三羧酸循环被氧化可以生成分子 ATP。尽管在整个循环中并没有直接需要氧的步骤，但假设无氧， $\text{NAD}^+$  和 FAD 不能再生，使三羧酸循环不能进行。因此，三羧酸循环是严格需氧的。

循环的多个反映是可逆的，但柠檬酸的合成、异柠檬酸和  $\alpha$ -酮戊二酸的氧化脱羧三步反映不可逆，因此整个循环只能单方向进行。

### 3. 三羧酸循环的生物学意义

为机体提供大量的能量。1 分子葡萄糖经过酵解、三羧酸循环和呼吸链氧化后，可以产生 32 分子 ATP，能量利用率达 40%。

TCA 循环不仅是糖、脂肪和蛋白质彻底氧化分解的共同途径，也是这些物质相互转变、相互联系的枢纽。循环的中间产物如草酰乙酸、 $\alpha$ -酮戊二酸、柠檬酸、琥珀酰 CoA 和延胡索酸等又是糖、脂肪、氨基酸和卟啉环等合成的原料和碳骨架。循环的中间产物可以参与其他代谢途径，其他代谢途径的产物最终可通过三羧酸循环氧化成为  $\text{CO}_2$  和  $\text{H}_2\text{O}$  并放出能量。

### 4. 三羧酸循环的调控

三羧酸循环的调控发生在柠檬酸合酶、异柠檬酸脱氢酶和  $\alpha$ -酮戊二酸脱氢酶复合体系催化的三步反响中。柠檬酸合酶是循环的关键限速酶，ATP、NADH、柠檬酸和琥珀酰 CoA 抑制该酶的活性。异柠檬酸脱氢酶是循环的第二个调控部位，ATP、NADH 对酶起抑制作用，ADP、 $\text{NAD}^+$ 对酶起激活作用。 $\alpha$ -酮戊二酸脱氢酶复合体系是循环的第三个调控部位，ATP、NADH、琥珀酰 CoA 为酶的抑制剂，ADP、 $\text{NAD}^+$ 为酶的激活剂。可见，调控的关键因素是 $[\text{ATP}]/[\text{ADP}]$ 、 $[\text{NADH}]/[\text{NAD}]$ 的比值。比值大时酶活性受抑制，比值小时酶被激活。

### 5. 回补反响

三羧酸循环的中间产物会因为合成代谢而消耗。如  $\alpha$ -酮戊二酸生成谷氨酸、草酰乙酸生成天冬氨酸、柠檬酸转运至胞液后裂解成乙酰 CoA 用于合成脂肪酸等。上述过程均导致草酰乙酸浓度下降，假设不及时补充，循环的运转就会停止。这种补充称为回补反响。

草酰乙酸的回补主要有三个途径：(1)丙酮酸在丙酮酸羧化酶的催化下形成草酰乙酸。(2)磷酸烯醇式丙酮酸在磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶的催化下形成草酰乙酸。(3)天冬氨酸及谷氨酸的转氨作用可以形成草酰乙酸和  $\alpha$ -酮戊二酸。

### 6. 乙醛酸循环

乙醛酸循环只存在于一些细菌、藻类和油料植物种子的乙醛酸体中。在这些植物和细菌细胞中除了具有三羧酸循环的酶系以外，还具有另外两种酶〔乙醛酸循环的关键酶〕：一种是异柠檬酸裂解酶，催化异柠檬酸裂解为琥珀酸和乙醛酸。另一种是苹果酸合酶，催化乙酰 CoA 和乙醛酸缩合形成苹果酸。乙醛酸循环可以看成是三羧酸循环的一个支路，它在异柠檬酸处分支，绕过了三羧酸循环的两步脱羧反响，因此不发生氧化降解，而是将 2 分子乙酰 CoA 合成 1 分子琥珀酸。产物琥珀酸既可作为三羧酸循环中四碳物的补充，也可以通过糖异生作用合成糖。因此乙醛酸循环是油料植物将脂肪酸转变成糖的途径。

## (三) 磷酸戊糖途径〔葡萄糖 $\rightarrow\text{CO}_2+\text{H}_2\text{O}$ 〕

### 1. 反响途径

磷酸戊糖途径是另一条需氧的磷酸己糖氧化途径，所以又称为磷酸己糖支路。该途径在胞浆中进行。可将其分为两个阶段：一是氧化脱羧阶段，即 6-磷酸葡萄糖经过 2 次脱氢，1 次脱羧生成 5-磷酸核糖。脱氢酶的辅酶是  $\text{NADP}^+$ ，产生  $\text{NADPH}+\text{H}^+$ 。这一阶段的 6-磷酸葡萄糖脱氢酶是该途径的关键酶，催化不可逆反响，其活性受  $[\text{NADPH}+\text{H}^+]/[\text{NADP}^+]$  比值的调节，比值大时酶活性受抑制，比值小时酶被激活。二是非氧化的分子重排阶段，即经过转酮反响和转醛反响，产生不同碳链长度 ( $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$ 、 $\text{C}_5$ 、 $\text{C}_6$ 、 $\text{C}_7$ ) 的磷酸单糖，其中 3-磷酸甘油醛、6-磷酸果糖可以进入酵解。1 分子 6-磷酸葡萄糖经过磷酸戊糖途径分解产生 6 分子  $\text{CO}_2$ ，12 分子  $\text{NADPH}+\text{H}^+$ 。

## 2. 生物学意义

(1) 产生大量的  $\text{NADPH}+\text{H}^+$ ，为细胞的各种合成反响提供复原能力。如脂肪酸、胆固醇的合成，二氢叶酸复原为四氢叶酸，谷胱甘肽的复原（红细胞需要大量的  $\text{GSH}$ ）等需要  $\text{NADPH}+\text{H}^+$  作为供氢体。因此在脂肪组织和红细胞中这条途径比拟活泼。

(2) 中间产物可作为许多化合物合成的原料。如 5-磷酸核糖是合成核苷酸的原料，也是  $\text{NAD}^+$ 、 $\text{NADP}^+$ 、 $\text{FAD}$  等的组分。4-磷酸赤藓糖可与酵解途径中的磷酸烯醇式丙酮酸合成莽草酸，再经莽草酸途径合成芳香族氨基酸。

## 〔四〕糖异生作用

非糖物质生成葡萄糖或糖原的过程，称为糖异生作用。

### 1. 糖异生的原料和器官

非糖物质包括氨基酸、乳酸、甘油、丙酮酸以及三羧酸循环中的一些有机酸。进行糖异生的主要器官是肝脏，其次为肾脏。

### 2. 糖异生途径

糖异生途径根本上是糖酵解的逆过程。在酵解途径中，除三个反响不可逆外，其他反响均是可逆的，三个不可逆反响分别由己糖激酶、磷酸果糖激酶和丙酮酸激酶所催化，如果要逆行，那么需要另外的酶来催化：由丙酮酸羧化酶和磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶催化丙酮酸经草酰乙酸生成磷酸烯醇式丙酮酸；由果糖 1, 6-二磷酸酶催化 1, 6-二磷酸果糖水解成 6-磷酸果糖；由葡萄糖-6-磷酸酶催化 6-磷酸葡萄糖水解为葡萄糖。酵解途径与糖异生途径是方向相反的两条代谢途径，通过三个底物循环进行有效的协调。

在动物体内，多种生糖氨基酸可以通过转变成为糖代谢的中间产物如丙酮酸、草酰乙酸及  $\alpha$ -酮戊二酸，然后转变成糖。甘油那么先经过磷酸化形成磷酸甘油，然后脱氢生成磷酸二羟丙酮，再沿酵解逆行过程生成糖。

### 3. 糖异生的意义

糖异生的生理意义在于维持血糖水平的恒定；也是肝脏补充或恢复糖原储藏的重要途径；长期饥饿时，

肾脏糖异生作用增强有利于维持酸碱平衡。

## 〔五〕糖原的合成与分解

### 1. 糖原的合成

葡萄糖合成糖原的过程，称为糖原的生成作用。合成的场所为肝脏和骨骼肌。糖原合成中，1-磷酸葡萄糖在 UDP-葡萄糖焦磷酸化酶作用下生成 UDP-葡萄糖；UDPG 作为葡萄糖的活性供体，在糖原合成酶的催化下将其转移到糖原引物的 C-4 羟基上，形成以  $\alpha$ -1, 4-糖苷键相连的直链化合物；在分支酶的催化下形成具有  $\alpha$ -1, 6-糖苷键相连的分支链。从葡萄糖合成糖原是耗能的过程，在糖原引物上每增加 1 分子葡萄糖要消耗 2 分子 ATP。

### 2. 糖原的分解

在糖原的分解中，糖原在磷酸化酶和脱支酶的共同作用下产生 1-磷酸葡萄糖和少量游离葡萄糖。磷酸化酶催化糖原非还原性末端葡萄糖残基的  $\alpha$ -1, 4-糖苷键断裂，产生 1-磷酸葡萄糖，这是一个不耗能的磷酸解反应。因此与葡萄糖相比，糖原分子的一个葡萄糖单位进入酵解可多产生 1 分子 ATP。脱支酶（双功能酶）负责转移寡糖链和水解  $\alpha$ -1, 6-糖苷键，产生少量葡萄糖。

糖原分解的产物 1-磷酸葡萄糖转变成 6-磷酸葡萄糖，肝脏有葡萄糖-6-磷酸酶可将其水解成葡萄糖释放入血，因此肝糖原是血糖的重要来源。肌肉组织缺乏葡萄糖-6-磷酸酶，肌糖原不能分解成葡萄糖补充血糖，肌糖原降解产生的 6-磷酸葡萄糖只能进行酵解或有氧氧化。因此，肌糖原主要是在肌肉收缩时经糖酵解迅速供能。

糖原合成与分解的关键酶分别为糖原合成酶及磷酸化酶，两者均受到共价修饰和别构调节，其活性大小决定不同代谢途径的代谢速率，从而影响糖原代谢的方向。

## 〔六〕糖代谢各途径之间的联系

糖的主要代谢途径有：糖原的分解与合成、糖酵解作用、糖的有氧氧化、磷酸戊糖途径和糖异生作用等。各条代谢途径的特点及生理意义不同，但有三个交汇点可以使各条代谢途径沟通，构成一个整体。

### 第一个交汇点：6-磷酸葡萄糖

6-磷酸葡萄糖可以沟通所有的糖代谢途径。葡萄糖合成糖原，糖原分解成葡萄糖（肝、肾），非糖物质合成糖都需要经过共同的中间产物 6-磷酸葡萄糖。在糖的分解代谢中，它又是糖的无氧酵解、有氧氧化和磷酸戊糖途径的共同中间产物。

### 第二个交汇点：3-磷酸甘油醛

3-磷酸甘油醛是糖的无氧酵解、有氧氧化、磷酸戊糖途径以及糖异生途径共同的中间产物。

### 第三个交汇点：丙酮酸

丙酮酸是无氧酵解、有氧氧化、非糖物质异生成糖必经的共同的中间产物。

此外，通过磷酸戊糖途径使戊糖与己糖的代谢联系起来，而各种己糖与葡萄糖的互变，又沟通了各种己糖的代谢。

### 三、重点、难点

重点：糖酵解、三羧酸循环、磷酸戊糖途径、糖原的合成与分解和糖异生等代谢途径的反响过程，作用部位，能量的产生与消耗，重要中间产物的去路以及关键酶的调控。

难点：关键酶的调控。各代谢途径之间的关系。

### 四、典型例题解析

例题 9-1：何谓激酶？催化葡萄糖磷酸化的激酶有己糖激酶和葡萄糖激酶，这两种酶的作用特点和性质有什么不同？

解：激酶（kinase）是指能够促使磷酸基团从 ATP（或 GTP）转移到代谢产物中或从高能化合物中转移到 ADP（或 GDP）中的酶。如催化糖酵解反响的 10 种酶中有四种激酶：己糖激酶、磷酸果糖激酶、磷酸甘油酸激酶和丙酮酸激酶。前两种激酶以 ATP 为辅酶，使底物的醇羟基磷酸化，后两种激酶那么是将高能化合物的磷酸基团转移给 ADP 生成 ATP。

催化葡萄糖磷酸化的激酶有己糖激酶和葡萄糖激酶，两种酶的作用特点和性质不同。

己糖激酶：

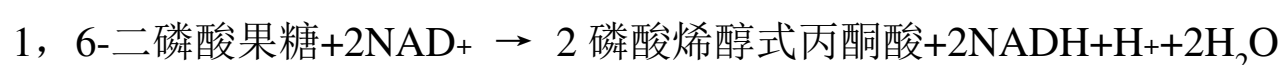
- (1) 专一性程度低，可催化 ATP 上的磷酸基团向不同的六碳糖转移；
- (2) 是一种别构酶，其活性受 6-磷酸葡萄糖反响抑制。

葡萄糖激酶：

- (1) 仅对葡萄糖起作用；
- (2) 对葡萄糖的  $K_m$  值高，亲和力低，当血液葡萄糖浓度很高时，它催化葡萄糖转变为 6-磷酸葡萄糖；
- (3) 不受 6-磷酸葡萄糖反响抑制，这样可以使 6-磷酸葡萄糖进一步合成糖原；
- (4) 葡萄糖激酶是由胰岛素促使合成的一种诱导酶，可见在高浓度葡萄糖时它对降低血糖起着重要作用。

例题 9-2：当砷酸在细胞中与  $NAD^+$  和  $pi$  共同存在时，磷酸果糖转变为磷酸烯醇式丙酮酸的总反响会有什么不同？写出总反响式。

解：由于砷酸的存在，阻碍 3-磷酸甘油醛的氧化与磷酸化的偶联反响，使 3-磷酸甘油醛直接氧化为 3-磷酸甘油酸，越过了底物水平磷酸化反响，所以没有 ATP 产生。总反响：



例题 9-3：谷氨酸彻底氧化生成  $\text{CO}_2$  和  $\text{H}_2\text{O}$ ，可以生成多少 ATP？

解：谷氨酸+NAD<sup>+</sup> → α-酮戊二酸+NADH+H<sup>+</sup>+NH<sub>3</sub>

α-酮戊二酸+NAD<sup>+</sup>+CoA-SH → 琥珀酰 CoA+NADH+H<sup>+</sup>+CO<sub>2</sub>

琥珀酰 CoA → 琥珀酸+GTP (GTP+ADP → GDP+ATP)

琥珀酸+FAD → 延胡索酸+FADH<sub>2</sub>

延胡索酸水化成苹果酸

苹果酸+NAD<sup>+</sup> → 草酰乙酸+ NADH+H<sup>+</sup>

草酰乙酸+GTP→磷酸烯醇式丙酮酸+GDP

磷酸烯醇式丙酮酸+ADP→烯醇式丙酮酸+ATP

烯醇式丙酮酸→丙酮酸

谷氨酸生成丙酮酸共产生：3NADH+H<sup>+</sup>，FADH<sub>2</sub>，1个ATP即10个ATP。

丙酮酸经氧化脱羧生成乙酰 CoA，通过柠檬酸循环彻底分解成 CO<sub>2</sub> 和 H<sub>2</sub>O 可生成个 ATP。所以谷氨酸彻底氧化可生成个 ATP。

**例题 9-4：**葡萄糖的第二位碳用 <sup>14</sup>C 标记，在有氧情况下进行彻底降解。问经过几轮三羧酸循环，该同位素碳可作为 CO<sub>2</sub> 释放？

解：葡萄糖分子经酵解途径降解为丙酮酸后，C<sub>1</sub>、C<sub>6</sub> 成为丙酮酸的 C<sub>3</sub>，因此 C<sub>2</sub> 被同位素标记的葡萄糖，经酵解途径后，产生 \*CH<sub>3</sub>-CO-CoA，经第一轮循环生成的草酰乙酸有两种可能的异构体：HOO\*C-CO-CH<sub>2</sub>-COOH，HOO\*C-CH<sub>2</sub>-CO-COOH。在第二轮循环中，两种异构体中的 \*C 都可以作为 \*CO<sub>2</sub> 释放。

**例题 9-5：**丙酮酸羧化酶催化丙酮酸转变为草酰乙酸。但是，只有在乙酰 CoA 存在时，它才表现出较高的活性。乙酰 CoA 的这种活化作用，其生理意义何在？

解：当乙酰 CoA 的生成速度大于它进入三羧酸循环的速度时，乙酰 CoA 就会积累。积累的乙酰 CoA 可以激活丙酮酸羧化酶，使丙酮酸直接转化为草酰乙酸。新合成的草酰乙酸既可以进入三羧酸循环，也可以进入糖异生途径。当细胞内能荷较高时，草酰乙酸主要进入糖异生途径，这样不断消耗丙酮酸，控制了乙酰 CoA 的来源。当细胞内能荷较低时，草酰乙酸进入三羧酸循环，草酰乙酸增多加快了乙酰 CoA 进入三羧酸循环的速度。所以不管草酰乙酸的去向如何，最终效应都是使乙酰 CoA 趋于平衡。

**例题 9-6：**简述 6-磷酸葡萄糖的代谢途径极其在糖代谢中的重要作用。

解：6-磷酸葡萄糖的来源：(1)己糖激酶或葡萄糖激酶催化葡萄糖磷酸化生成 6-磷酸葡萄糖。(2)糖原分解产生的 1-磷酸葡萄糖转变为 6-磷酸葡萄糖。(3)非糖物质经糖异生由 6-磷酸果糖异构成 6-磷酸葡萄糖。

6-磷酸葡萄糖的去路：(1)经糖的无氧酵解生成乳酸。(2)经有氧氧化生成 CO<sub>2</sub>、H<sub>2</sub>O 和 ATP。(3)通过变位酶催化生成 1-磷酸葡萄糖，合成糖原。(4)在 6-磷酸葡萄糖脱氢酶催化下进入磷酸戊糖途径。

由上可知，6-磷酸葡萄糖是糖代谢各途径的交叉点，是各代谢途径的共同中间产物，如己糖激酶或变



位酶的活性降低，可使 6-磷酸葡萄糖的生成减少，上述各条代谢途径不能顺利进行。因此，6-磷酸葡萄糖的代谢方向取决于各条代谢途径中相关酶的活性大小。

## 五、单元自测题

### (一) 名词解释

### (二) 填空题

1. 糖酵解途径的反响全部在细胞\_\_\_\_\_进行。
2. 酵解途径唯一的脱氢反响是\_\_\_\_\_，脱下的氢由\_\_\_\_\_递氢体接受。
3. 酵解途径中最重要的关键酶(调节点)\_\_\_\_\_。
4. 乳酸脱氢酶在体内有 5 种同工酶，其中肌肉中的乳酸脱氢酶对\_\_\_\_\_亲和力特别高，主要催化\_\_\_\_\_反响。
5. 丙酮酸脱氢酶系包括\_\_\_\_\_、\_\_\_\_\_和\_\_\_\_\_三种酶和\_\_\_\_\_种辅助因子。
6. 丙酮酸脱氢酶系位于\_\_\_\_\_上，它所催化的丙酮酸氧化脱羧是葡萄糖代谢中第一个产生\_\_\_\_\_的反响。
7. 丙酮酸脱氢酶系受\_\_\_\_\_、\_\_\_\_\_和\_\_\_\_\_三种调节控制。
8. TCA 循环的第一个产物是\_\_\_\_\_。由\_\_\_\_\_，\_\_\_\_\_，和\_\_\_\_\_所催化的反响是该循环的主要限速反响。
9. TCA 循环中有二次脱羧反响，分别是由\_\_\_\_\_和\_\_\_\_\_催化。脱去的  $\text{CO}_2$  中的 C 原子分别来自于草酰乙酸中的\_\_\_\_\_和\_\_\_\_\_。
10. 将乙酰 CoA 的二个 C 原子用同位素标记，经一轮 TCA 循环后，这两个同位素 C 原子的去向是\_\_\_\_\_，二轮循环后这两个同位素 C 原子的去向是\_\_\_\_\_。
11. TCA 循环中大多数酶位于\_\_\_\_\_，只有\_\_\_\_\_位于线粒体内膜。
12. 葡萄糖的无氧分解只能产生\_\_\_\_\_分子 ATP，而有氧分解可以产生\_\_\_\_\_分子 ATP。
13. 乙醛酸循环中不同于 TCA 循环的两个关键酶是\_\_\_\_\_和\_\_\_\_\_。
14. 磷酸戊糖途径的生理意义是生成\_\_\_\_\_和\_\_\_\_\_。
15. 以乙酰 CoA 为原料可合成的化合物有\_\_\_\_\_、\_\_\_\_\_、\_\_\_\_\_等。
16. 糖异生主要在\_\_\_\_\_中进行，饥饿或酸中毒等病理条件下\_\_\_\_\_也可以进行糖异生。

17. 糖异生的关键酶是\_\_\_\_\_、\_\_\_\_\_和\_\_\_\_\_。
18. 糖异生的第一步必须在线粒体内进行，因为\_\_\_\_\_酶只存在于线粒体内。
19. 在外周组织中，葡萄糖转变为乳酸，乳酸经血液循环到肝脏，经糖原异生再转变为葡萄糖，这个过程称为\_\_\_\_\_循环，该循环净效应是\_\_\_\_\_能量的。
20. 磷酸果糖激酶和果糖 1, 6-二磷酸酶同时作用就会产生\_\_\_\_\_循环。
21. 无效循环的主要生理意义在于\_\_\_\_\_和\_\_\_\_\_。
22. 肌肉不能直接补充血糖的主要原因是缺乏\_\_\_\_\_。
23. 合成反响过程中需要引物的代谢有\_\_\_\_\_合成和\_\_\_\_\_合成。
24. 糖原合成的关键酶是\_\_\_\_\_，糖原分解的关键酶是\_\_\_\_\_。
25. 体内糖原降解选用\_\_\_\_\_方式切断  $\alpha$ -1, 4-糖苷键，选用\_\_\_\_\_方式切断  $\alpha$ -1, 6-糖苷键。对应的酶分别是\_\_\_\_\_和\_\_\_\_\_。
26. 糖酵解过程中根本上是单向的关键酶是\_\_\_\_\_和\_\_\_\_\_。
27. 糖原酵解过程中的第一个酶是\_\_\_\_\_，它有 A 和 B 两种形式，有活性是\_\_\_\_\_形式，A 和 B 的差异在于 A 形式是\_\_\_\_\_型。
28. 合成糖原的直接前体分子是\_\_\_\_\_，糖原分解的初始产物是\_\_\_\_\_。
29. 生物体内各类物质有各自的代谢途径，不同代谢途径可通过交叉点上的关键中间物而相互转化，使各代谢途径得以沟通形成网络，其中三个最关键的中间代谢物是\_\_\_\_\_、\_\_\_\_\_和\_\_\_\_\_。
30. 糖的分解代谢为细胞提供的三种产物是\_\_\_\_\_、\_\_\_\_\_和\_\_\_\_\_。

### (三) 选择题

1. 以下有关葡萄糖磷酸化的表达中，错误的选项是：
  - A. 己糖激酶有四种同工酶
  - B. 己糖激酶催化葡萄糖转变成 6-磷酸葡萄糖
  - C. 磷酸化后的葡萄糖能自由通过细胞膜
  - D. 葡萄糖激酶只存在于肝脏和胰腺  $\beta$  细胞
2. 6-磷酸果糖  $\rightarrow$  1, 6-二磷酸果糖，需要哪些条件？
  - A. 果糖二磷酸酶，ATP 和  $Mg^{2+}$
  - B. 果糖二磷酸酶，ADP, Pi 和  $Mg^{2+}$
  - C. 磷酸果糖激酶，ATP 和  $Mg^{2+}$
  - D. 磷酸果糖激酶，ADP, Pi 和  $Mg^{2+}$
3. 糖酵解的脱氢反响步骤是：
  - A. 1, 6-二磷酸果糖  $\rightarrow$  3-磷酸甘油醛 + 磷酸二羟丙酮
  - B. 3-磷酸甘油醛  $\rightarrow$  磷酸二羟丙酮

- C. 3-磷酸甘油醛  $\rightarrow$  1, 3-二磷酸甘油酸  
D. 1, 3-二磷酸甘油酸  $\rightarrow$  3-磷酸甘油酸
4. 糖酵解过程中最重要的关键酶是：  
A. 己糖激酶  
B. 磷酸果糖激酶  
C. 丙酮酸激酶  
D. 磷酸甘油酸激酶
5. 磷酸果糖激酶最强的别构激活剂是：  
A. 1, 6-二磷酸果糖  
B. ADP  
C. 2, 6-二磷酸果糖  
D. 3-磷酸甘油
6. 糖酵解中，以下哪一个酶催化的反响不是限速反响？  
A. 丙酮酸激酶  
B. 磷酸果糖激酶  
C. 己糖激酶  
D. 磷酸丙糖异构酶
7. 与糖酵解途径无关的酶是  
A. 烯醇化酶  
B. 醛缩酶  
C. 丙酮酸激酶  
D. 磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶
8. 缺氧情况下，糖酵解途径生成的  $\text{NADH}+\text{H}^+$  的去路：  
A. 进入呼吸链氧化供给能量  
B. 丙酮酸复原为乳酸  
C. 3-磷酸甘油酸复原为 3-磷酸甘油醛  
D. 经苹果酸穿梭系统进入线粒体氧化
9. ATP 对磷酸果糖激酶的作用：  
A. 酶的底物  
B. 酶的抑制剂  
C. 既是酶的底物同时又是酶的变构抑制剂  
D. 酶的变构激活剂
10. 磷酸果糖激酶最强的变构激活剂是：  
A. ADP      B. ATP      C. AMP      D. 6-磷酸果糖

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/777105201115006042>