植物生理学讲座

科学出版社

China 需要全本请访问 www.ertongbook.com

内 容 简 介

《植物生理学讲座》共五卷。第一卷为光合作用；第二卷为代谢生理；第三卷为生长与运动；第四卷为生活周期的控制；第五卷为物质交换与运输。

本卷系第二卷——代谢生理，共分七章。即：植物的呼吸系统和发酵、碳水化合物代谢、蛋白质合成、芳香族化合物的代谢、生物碱的生物合成、脂质代谢与细胞培养系统的代谢。本书对芳香族化合物、生物碱与脂质的代谢与合成等章，介绍得较为详尽，这是以前的植物生理学教科书中比较少见的。

本书可供植物生理学、植物生物化学、农业科学工作人员和大专院校生物科学专业师生阅读参考。

古谷雅樹　宮地重遠　玖村敦彦 编集
植物生理学講座 II．代謝生理
朝倉書店，東京 1973，第三版

植物生理学讲座　第二卷

代 谢 生 理

〔日〕古谷雅樹　宮地重遠　玖村敦彦 主编
崔继林 译

*

科学出版社出版
北京朝阳门内大街 137 号
中国科学院印刷厂印刷
新华书店北京发行所发行　各地新华书店经售

*

1978 年 12 月第 一 版　开本：787×1092　1/32
1978 年 12 月第一次印刷　印张：9 5/8
印数：0001—20,400　字数：215,000

统一书号：13031·892
本社书号：1267·13—8

定 价：1.20 元

执 笔 者

奥贯一男（大阪大学）
山本幸男（名古屋大学农学院农艺化学教研室）
旭　　正（名古屋大学农学院农艺化学教研室）
山中健生（大阪大学理学院生物学教研室）
加藤哲也（京都大学理学院植物学教研室）
西泽一俊（东京教育大学理学院植物学教研室）
铃木恕（东京教育大学理学院植物学教研室）
太田隆久（东京大学农学院农艺化学教研室）
吉田精一（东京都立大学理学院生物学教研室）
南川隆雄（东京都立大学理学院生物学教研室）
柴田承二（东京大学药学院生药学教研室）
藤野安彦（带广畜产大学畜产学院农产化学教研室）
驹岭穆（东京大学理学院植物学教研室）

China

序

生命的维持需要能量。要获得能量，生物就得进行物质代谢。物质代谢发生能量的转化，在维持生命上易被利用的高能中间产物是由呼吸作用转化来的。这种高能化合物在不直接为任何生命现象利用耗费的情况下，它转变为比较稳定的 ATP 高能磷酸键被贮存起来，并成为在时间上、距离上、运向不同部位加以利用的机理。还应指出，活细胞的物质代谢是具有调节机理的，因此，当 ATP 积累时，ATP 的生成机理例如有氧呼吸就停止了。这种现象，当用不受伤的离体线粒体以氧电极法测定吸氧时，可以很明显地看出来。这时，添加的 ADP 经由氧化磷酸化反应，全部转化为 ATP。仅在这样单纯的系统中是看不出调节控制现象的。这里还可联想到早已知道的那种巴斯德效应。这种效应是因通气而瞬间阻碍发酵的现象，但发酵系统的强度，在某些高等植物的细胞内，它却能很顺利进行，可以反复地实测出。如上述的这种代谢途径的转变，也很可能是代谢产物超过了细胞需要引起反馈阻碍所致。

活细胞摄取糖，作为营养源加以代谢，放出 CO_2 和水，这是大家都知道的。在这个过程中，首先是糖经由糖酵解途径转变为丙酮酸，然后经过三羧酸循环的氧化过程各阶段，最后产生二氧化碳和水。各阶段的物质转化过程由于同位素示迹试验和纸层色谱法等微量测定法的发展已得到了证实，不仅证明了各阶段反应不同酶系统的存在，也还阐明了各代谢途径酶的底物特异性和辅酶系统的作用。这种阶段性的物质变

化，从热力学的观点看，是使物质代谢反应所引起增加的熵停留在最小限度上。因此，它是细胞维持生命上绝对必需的条件。从代谢生理学的观点看，细胞一方面获得了生物合成的素材，另一方面依靠磷酸化反应，又获得了为维持生命而易于利用的能量，这都是有利的。再者，象发酵途径已经明确的那样，当 ATP 累积时，则容易发生发酵途径的可逆代谢，从而形成六碳糖那种系列反应阶段，具备这种反应，应当理解为这是细胞维持生命的一个很合适的条件。例如具备发酵（糖酵解）系统的细胞在糖分维持在其需要摄取的以上的程度时，其代谢就发生转变，转向形成糖原和淀粉的方向。这种现象，过去都以磷酸化酶的逆反应来解释糖原和淀粉的合成，但现在终于弄明白了，这是更为复杂的酶促反应所形成的结果。在有关发酵途径过程中的各种酶中，磷酸果糖激酶是位置于控制代谢关键点上的一种酶。它受各种活化剂和抑制剂的制约，本来这种酶在 ATP 和 Mg^{++}的存在下，促成 1,6-二磷酸果糖的形成，Mg^{++}浓度过高，ATP 浓度大的时候，则发生 ATP 引起的变构障碍。其结果，1,6-二磷酸果糖生成量减少，接着以 1,3-二磷甘酸油酸为底物的ADP的磷酸化反应，也受到抑制。这样它也就意味着 ATP 浓度不再增加，并且由此引起底物——1,6-二磷酸果糖的累积。这对导向6-磷酸葡萄糖的方向的逆反应似乎具有一定的重要性。若 6-磷酸葡萄糖停留在一个适当的数量上，它就作为糖原合成酶的一个活化剂而发生作用。因此，当 ATP 在细胞内的浓度大时，除了 ATP 的生产流程降低外，它还把糖转入到糖原合成的代谢途径上，依靠形成高分子化合物积蓄能量。换言之，这显然是一种防止熵增加的代谢控制机理。借助这种天然的调节作用，使维持生命的物质代谢圆滑地进行。生物固有的遗传信息形成多种多样的酶或辅酶，它巧妙地调节多数酶的反应，并形成一个有一系列能

需要全本请访问 www.ertongbook.com

动的化学反应的集合统一体。假若这些生物自我繁殖，它就继续不断地增加具有同样遗传信息的细胞，这样就有可能对细胞的特殊生产物进行大规模的工厂化生产。另外，在给予一定底物的情况下，微生物具可能很快地被诱发形成新的代谢酶的能力。已经研究确定了以利用紫外线为首的各种放射线辐射和利用化学药品处理，能使微生物的某些酶反应减弱或缺乏，从而产生营养性的变异株的方法。换言之，关于微生物的遗传生化因素，可以人为地使其发生定向变异，这样就有利于建立控制积累有用产品的技术。这样就使我们从探宝似地寻求生产抗生素菌株的暗中摸索的时代中解放出来，进人到有目的制造所需菌株的时代。这种控制代谢的方法，象大家已知道的那样，在各种氨基酸与核酸关联产物等发酵工业上，已有良好的结果。姑且就以利用谷氨酸棒状杆菌(*Corynebacteriunc glutamicum*) 的谷氨酸发酵的例子来加以说明。这是指在克雷布斯循环中由 α-酮戊二酸形成琥珀酸的酶促反应过程中，应用有微弱营养要求的变异菌株的问题。利用这种有积蓄 α-酮戊二酸倾向的菌株，使它在异柠檬酸脱氢酶和谷氨酸脱氢酶的强烈作用下，以 NADP（辅酶Ⅱ）为中介，形成辅酶偶联氧化还原反应系统，把具有积蓄倾向的 α-酮戊二酸和氨作为底物，经过还原的胺化反应，产生的谷氨酸。若把促生素的供应限制在要求量以下，让菌株在最适条件以下生长时，这种菌株的原生质膜透性与促生素最适浓度条件下生长者不同，因而在培养中生成的谷氨酸几乎全部排出。这就是说根据生产物质的目的，创造适合于目的变异株，对菌的生育和发酵过程进行生化控制，使变异株发挥其最大功能，这种生产技术已受到很高的评价。

如上所述，除了生命现象上所不可缺少的物质代谢外，在高等生物中，特别是植物界内，还产生许多对生物来说，生理

意义尚不详细明了的许多物质。这些物质在化学结构上是多种多样的，一般称为次生代谢产物。这些产物中，有如花青素、黄酮、蒽醌那样的色素，有极易从芳香和味道辨别出来的各种物质，有对动物生理作用很强、极易看到、难以逃出人们的鉴别的各种代谢产物。这些产物多数是各种生物碱、抗生物质等那样的化合物，有的作为药物被利用，有的作为治疗药物供化学工业上制造原料用，有的是用以鞣皮用的单宁类，有的是以异戊二烯聚合体而知名的橡胶类，有的是衣料、造纸原料的纤维类等那样工业价值高的代谢产物。

可以说在千差万别的生物中，形成着各种各样的独特的物质，而在这些生物合成的途径中，又可看到共同之点。例如，象两分子的乙酰辅酶 A 以头尾相聚合形成乙酰乙酰辅酶 A 那样，或者靠碳链的伸长形成长链的脂肪酸，或者是乙酰乙酰辅酶 A 经过甲瓦龙酸变成异戊烯吡咯酸，然后形成精油、鲨烯、胡罗卜素、多萜类等，此外，还形成有类固醇骨架的多环化合物。再者，乙酰辅酶 A 和丙二酰辅酶 A 的几个分子聚合，经由聚酮化合物(polyketide)形成大环内酯抗生物质之外，还可以形成如蒽醌那样的芳香族化合物。这些具有复杂化学结构的天然化合物，无一不是以酰基辅酶 A 为素材的。另一方面，天然化合物受微生物的氧化还原作用进行分解，形成碳素或氮素的循环，说它们毫无残余地进行这一过程也不是言过其实。就连消毒用的石碳酸，也会经过加氧酶作用，产生儿茶酚，终于打开苯环而被代谢。现在尚不受微生物自净作用的合成塑料，将来也有朝一日受到微生物的分解。

奥贯一男

1972 年 1 月

目　录

序 …… i

1. 呼吸和发酵 …… 1

1.1 呼吸系统和发酵系统 ……(山本)

1.1.1 发酵、糖酵解、呼吸 …… 1

1.1.2 EMP 途径——糖酵解的初期过程 …… 2

1.1.3 戊糖磷酸途径 …… 9

1.1.4 三羧酸(TCA)循环——丙酮酸的利用 ……17

1.1.5 乙醛酸循环 ……24

1.1.6 线粒体以外的其他吸氧的细胞微体 ……29

1.1.7 巴斯德效应 ……30

1.2 线粒体的结构 ……(旭)

1.2.1 概要 ……33

1.2.2 线粒体的一般形态和分布 ……34

1.2.3 线粒体的一般显微结构 ……36

1.2.4 线粒体的化学组成 ……38

1.2.5 线粒体内的酶的分布 ……42

1.2.6 ADP 对呼吸的调节 ……45

1.2.7 线粒体结构的形成 ……47

参考文献 ……50

1.3 电子传递系统 ……(山中)

1.3.1 细胞色素概要 ……52

1.3.2 电子传递系统 ……54

1.3.3 细胞色素 ……60

1.3.4 结语 ……72

参考文献 ……73

China

1.4 氧化磷酸化 ……(加藤)
1.4.1 概要 ……76
1.4.2 能量说问题 ……78
1.4.3 反应机理 ……97
参考文献 ……111
2. 碳水化合物代谢 ……117
2.1 藻类中的碳水化合物代谢 ……(西泽)
2.1.1 绿藻植物 ……117
2.1.2 褐藻植物 ……124
2.1.3 红藻植物 ……131
2.1.4 蓝藻植物 ……137
参考文献 ……141
2.2 高等植物的碳水化合物代谢 ……(铃木)
2.2.1 单糖水平的相互转化 ……146
2.2.2 糖苷键的生成和糖核苷酸 ……152
2.2.3 糖苷 ……153
2.2.4 蔗糖 ……155
2.2.5 淀粉 ……157
2.2.6 其他贮藏性多糖 ……163
参考文献 ……164
3. 蛋白质合成 ……(太田)
3.1 概要 ……166
3.2 细菌内的蛋白质合成 ……167
3.3 细胞器内的蛋白质合成 ……182
3.4 细胞质内的蛋白质合成 ……186
3.5 结语 ……190
参考文献 ……190
4. 芳香族化合物的代谢 ……(吉田、南川)
4.1 芳香族氨基酸的生物合成 ……195

China

4.2 由莽草酸分支的芳香族化合物的代谢 ……201
4.3 苯丙酸类的生物合成……207
4.4 香豆酸类的生物合成……212
4.5 类黄酮的生物合成……213
4.6 酚型化合物糖苷的生物合成 ……218
参考文献 ……220
5. 生物碱的生物合成 ……(柴田)
5.1 概要 ……222
5.2 由氨基酸转换或氨基酸缩合形成生物碱 ……223
5.3 根据复合途径生物合成的生物碱 ……229
参考文献 ……233
6. 脂质代谢 ……(藤野)
6.1 脂肪酸 ……235
6.2 脂肪 ……256
6.3 磷脂 ……260
6.4 糖脂 ……265
6.5 蜡 ……270
参考文献 ……272
7. 细胞培养系统的代谢 ……(驹岭)
7.1 用细胞培养研究代谢的优点与问题……273
7.2 培养细胞研究代谢的观点 ……275
7.3 培养细胞的呼吸代谢……276
7.4 培养细胞的氨基酸代谢 ……280
7.5 培养细胞的第二次代谢 ……283
7.6 培养细胞的代谢调节……284
参考文献 ……286
译后记 ……288
索引 ……289

China

1. 呼吸和发酵

1.1 呼吸系统和发酵系统

1.1.1 发酵、糖酵解、呼吸

发酵这个概念是没有统一生理意义的，只是一个使用方便上的名词，狭义的说，它是指细胞或其抽提液在嫌氧条件下进行的糖分解，但所谓的柠檬酸发酵、醋酸发酵现象则是利用氧气的需氧发酵，在用语上发酵这个词没有什么严格性。现在所谓的发酵现象，概括了各种发酵，因此，广义理解发酵含意是：生物体或其抽提液，由于受某种有机化合物作用进行氧化还原或分解生成其他有机化合物的现象，在发酵现象中，根据形成的有机化合物有许多类别，冠以形成物的名词，称之为酒精发酵、乳酸发酵、丁酸发酵、等等。

糖酵解，狭义上是指动物组织内的乳酸发酵。植物体内的发酵与动物组织内的糖酵解是相同的现象。两者却是从一分子的葡萄糖经过恩布登-迈耶霍夫-帕纳斯（Embden-Meyerhof-parnas）代谢途径（详见下述）变成二分子的丙酮酸，这一点是共同的。植物的酒精发酵则是由丙酮酸变为乳酸。现在，不管它是动物还是植物，都把经由 EMP 途径的糖的分解过程——不论是在需氧条件下还是嫌氧条件下——广泛地称之谓糖酵解。

呼吸是指具有氧气存在时，细胞获得能量的形式。通常是吸收氧，放出二氧化碳的过程。呼吸也是经由 EMP 途径形成丙酮酸，在氧存在下，丙酮酸进一步在线粒体上经由三羧酸

China需要全本请访问 www.ertongbook.com

循环代谢，氧化分解变为二氧化碳。在线粒体上进行有机酸的氧化时，有机酸的电子经过一系列酶和辅酶那样的有机催化物为媒介传递到氧素上，把氧还原成水。在这一系列的反应中，被释放出的有机物的潜能，有一部份以热的形式散发了，有一部份在各种释放能量的催化作用机理下，用于有效的功中，后者是吸热(吸收能量)的反应 [ΔG（标准自由能变化）>0]给予能量，促进反应，把能量贮积在细胞生活上即能被利用的化合物内。

1.1.2 EMP 途径——糖酵解的初期过程[1-8]

葡萄糖虽是糖酵解的出发点，淀粉经磷酸化酶的作用，形成的磷酸己糖或由蔗糖、大分子的聚果糖经过加水分解而生成的果糖，还有甘油经过磷酸化而形成的磷酸丙糖，都要经过 EMP 途径的糖酵解。糖酵解的详细过程是由对酵母和筋肉的研究中获得的，此后在高等植物内广泛地看到了糖酵解的各个阶段，研究了它的详细过程。

EMP 是指由一分子葡萄糖变为二分子丙酮酸的反应过程。这个途径被认为是存在在细胞的可溶性成分内，也有主张是与显微结构相结合的。

首先，葡萄糖是在己糖激酶的参与下，经由 ATP 氧化磷酸化，形成葡萄糖-6-磷酸(图 1.1 反应①)。葡萄糖向葡萄糖-6-磷酸方向发生的用无机磷(Pi)的氧化磷酸化是一种 ΔG: +3 千卡/克分子(pH 70，25°C) 下的吸热反应，因此，它不与 ATP 的加水分解偶联进行。有效地捕捉 ATP 末端的磷酸基，需要多量的己糖激酶。但是，生成物——葡萄糖-6-磷酸自身对己糖激酶有抑制作用，因此，在自然条件下，其反应是自动调节的。

葡萄糖-6-磷酸在己糖-磷酸异构酶的作用下，变为果糖-

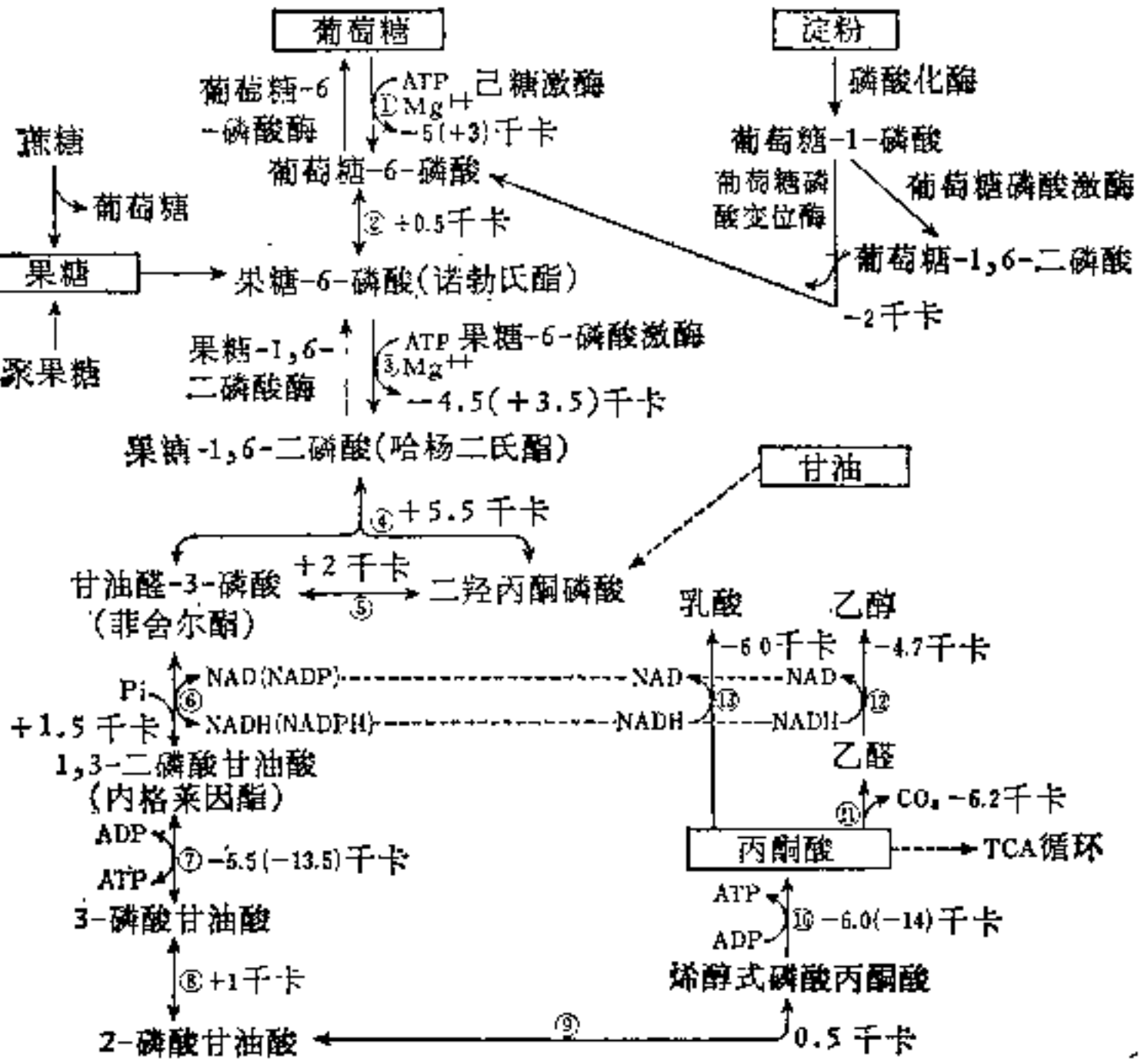


图 1.1 EMP(恩布登-迈耶霍夫-帕纳斯)途径

千卡数值系 ΔG 的计算值，从反应①至反应⑬是 pH 7 与 25°C 下每克分子的相当值。( )内的值是与 ATP 合成或分解非偶联的 ΔG 值。$\Delta G<0$ 为放热反应，表示反应向这个方向进行。$\Delta G>0$ 为吸热反应。

6-磷酸(反应②)，前者在 70%，后者在 30%时达到平衡。

果糖-6-磷酸向果糖 1,6-二磷酸的变化是在果糖-6-磷酸激酶参加下进行的，再一次使用了一分子的 ATP（反应③)。糖酵解后一阶段形成的 ATP，在这里发生作用。Axelrod 曾检出这种酶广泛分布在植物界内，并阐明了它的性质。

葡萄糖-1,6-二磷酸受醛缩酶作用，分解成为二个丙糖，即，二羟丙酮磷酸和甘油醛-3-磷酸(反应④)。在果糖-1,6-

China

二磷酸达到 89%，生成系统（二个丙糖磷酸之和）为 11%时，达到平衡。这个醛缩酶还可催化二羟丙酮磷酸和各种醛的缩合。在Stumpf 调查的所有植物内，都曾检出过这 种酶，并从豆子里，精制出了这个酶。

丙糖磷酸异构酶，催化二羟丙酮磷酸和甘油醛 磷 酸的相互转化（反应⑤）。戊糖磷酸异构酶、己糖磷酸异构酶等有类似反应，在到达平衡时，若无其他酶，则混合物为中甘油醛-3-磷酸占 4%，二羟丙酮磷酸占 96%。

甘油醛-3-磷酸在丙糖磷酸脱氢酶（甘 油醛-3-磷酸脱氢酶）的作用下，形成 1,3-二磷酸甘油酸（反应⑥）。植 物体中能检出三种完全不同的磷酸丙糖脱氢酶。一种是 利用 NAD 的脱氢酶，它与从酵母和哺乳类动物中提出的酶有相同的性质，这种酶广泛分布于植物中。Hageman 和 Arnon 已从豆中精制出这种酶。从高等植物内的这种酶，和 Racker 等人从酵母中精制结晶出的酶具有同样的功能。酶 用 Ⓔ—SH 表 示，SH 是它的活性基之一，甘油醛-3-磷酸 的醛基 以外的部分，用 R 代表，其反应如下所示：

(i) $$Ⓔ\text{-SH} + NAD^+ \rightleftharpoons Ⓔ\overset{NAD}{\underset{S}{|}} + H^+$$

(ii) $$Ⓔ\overset{NAD}{\underset{S}{|}} + H\text{—}\overset{O}{\overset{\|}{C}}\text{—}R \rightleftharpoons Ⓔ\text{-S}\sim\overset{O}{\overset{\|}{C}}\text{—}R + NADH$$

(iii) $$R\text{—}\overset{O}{\overset{\|}{C}}\sim S\text{-Ⓔ} + HO\text{—}PO_3^{2-} \rightleftharpoons R\text{—}\overset{O}{\overset{\|}{C}}\text{—}O\sim PO_3^{2-} + Ⓔ\text{-SH}$$

酶内游离的 SH 基与 NAD 首先结合［反应 (i)］，以后，在反应(ii)中底物的醛基，把这个键从还原方式切断把 H 移到 NAD（辅酶 I）上。与此同时，NADH 从酶上分 离，形 成酰基～S—Ⓔ键，这种键是高能量的结合，在 (iii) 中，接 受加

China

磷酸分解变成高能的酰基～磷酸键，以上是由一个酶进行氧化还原(H的转移)和磷酸化二个反应的一个整体，表示两者是同时进行的，启示若只有一方是难以独立地进行这种反应的。事实上，若没有无机磷（Pi）也就没有氧化反应。但是，这时，若不用磷酸而代用有类似反应性的砷酸，反应也可进行。在这个反应中，砷酸代替了磷酸。有砷酸时，形成 1-砷-3-磷酸甘油酸，此物自动地分解成为甘油酸 3-磷酸和砷酸，这种加砷酸分解(arsenolysis)反应，可很好地用于这种酶的活性测定。在不加砷酸的通常的糖酵解下、形成的 1,3-二磷酸甘油酸内的酰基磷酸如前所述，是属于高能类型，有利于ATP 的产生；而在砷酸存在下，这种能量则以热的形式逸失。

Gibbs、Axelrod 和 Bandurski 以及 Arnon 在 1950 年初，曾发现利用 NADP(辅酶Ⅱ）的另外的一种磷酸丙糖脱氢酶。这种酶主要存在叶内，并与 NAD 并存。Gibbs 曾从豆叶内高纯度地精制出了NADP-酶。Hageman 和 Arnon 曾在豆的生活周期内，宫田和山本在长日性植物紫萍的光周期诱发期间，发现有使用 NAD 和 NADP 的两种酶，其数量与对照呈相反方向的有兴趣的节奏性的变化[9]。NADP-丙糖磷酸脱氢酶的大部分在叶绿体上，主要与光合作用相关，NAD-丙糖磷酸脱氢酶作用于呼吸，主要分布于细胞质可溶性分级部分内，叶绿体上也有。把叶绿体分离，给以光照，则使用 NADP 的丙糖磷酸脱氢酶的比例增大，使用NAD的比例减少(Ziegler, 1969)。两者都为一碘醋酸和其他 SH 抑制剂所抑制。

第三个丙糖磷酸脱氢酶是需要 NADP 的，它和其他二种酶不同的地方是它不需要磷酸或砷酸。Axelrod 在菠菜叶内，曾检出过这种酶的活性，Arnon 等(1954) 精制出了这种酶。这种酶可把3-磷酸甘油醛直接形成 3-磷酸甘油酸，但它不能进行可逆方向的糖的再合成。

China

1,3-二磷酸甘油酸，经磷酸甘油酸激酶［比歇尔（Bücher)酶］作用，变为3-磷酸甘油酸(反应⑦)。

$$R-\overset{\overset{O}{\|}}{C}-O\sim PO_3^- + 2\ ADP \rightleftharpoons R-\overset{\overset{O}{\|}}{C}-O^- + ATP$$

这时在酰基上结合的磷酸基转给ADP。Axelrod和Bandurski曾在豆中检出这种酶。

3-磷酸甘油酸在磷酸甘油酸变位酶作用下，形成2-磷酸甘油酸（反应⑧)。与动物和微生物等不相同，高等植物的磷酸甘油酸变值酶在一般反应中，并不需要2,3-二磷酸甘油酸参与。2-磷酸甘油酸进一步在烯醇酶的作用下，转化为烯醇式磷酸丙酮酸(反应⑨)James、Stumpf等研究小组证明，烯醇酶存在于大麦和豆的抽提液内，Miller等用光谱分析法，阐明了它的性质。对这个酶来说，mg^{++}是一个必要的辅助因子，其活性显著地为氟化物所抑制。从2-磷酸甘油酸中经烯醇酶作用脱去水分，结果形成高能量的中心。这个磷酸通过丙酮酸激酶作用，转到ADP上，生成物是丙酮酸和ATP(反应⑩)这个丙酮酸激酶曾为Miller和Evans在以豆为首的许多种植物内检出过，其活性可为Mg^{++} Mn^{++}那样二价的金属离子和K^+、Rb^+、NH_4^+那样一价的金属离子所促进。一价金属和二价金属离子对这个酶蛋白的作用点是不相同的。总括①—⑩的反应如下：

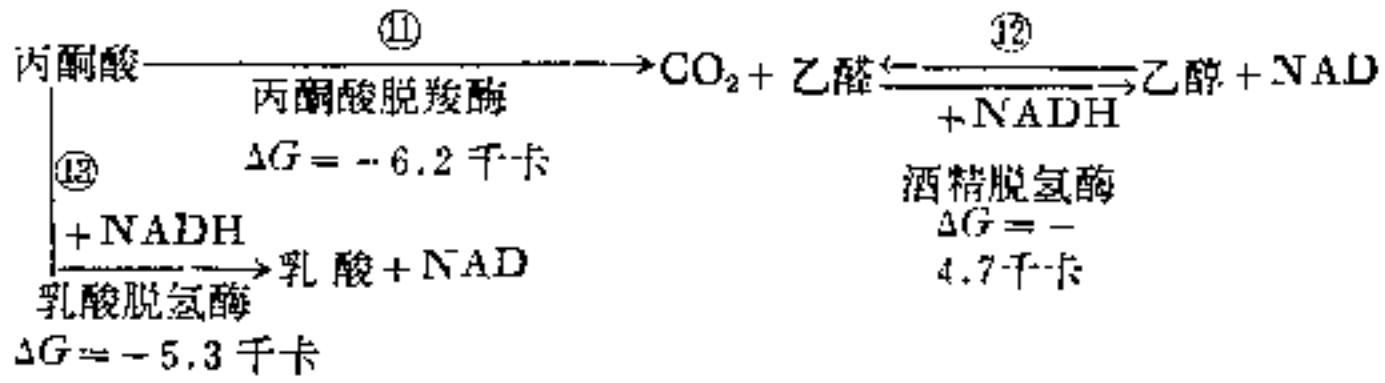
$$葡萄糖 + 2\,ADP + 2\,Pi + 2\,NAD \longrightarrow 2\,丙酮酸 + 2\,ATP + 2\,NADH$$

$$ATP\ 的生产：2+2\times3=8$$

在需氧条件下，上式右边的NADH在线粒体ATP的生产体系中，被氧化形成3个ATP。这就是说，以葡萄糖为出发点进行糖酵解，在产生2分子的丙酮酸的同时，也形成数量最高为8个的ATP,若NADH在线粒体以外的细胞质成分中被氧化时，也有不形成ATP的情况。

China

在空气中，丙酮酸经过如以后所述的三羧酸代谢途径进一步被氧化时，可产生能为细胞用的大量能量。在这种情况下，丙酮酸的产生和丙酮酸氧化间，通常有巧妙的联系。但是在下述条件下，丙酮酸形成的速度相对地比丙酮酸氧化消除它的时间要快，因而形成丙酮酸积累。加入二硝基酚，可间接地促进丙酮酸的生产；在无氧条件下，丙酮酸的消耗受到削弱时，加入抑制剂可选择性地抑制丙酮酸的氧化的某一步，这些情况都可引起丙酮酸的积累。另外，只加丙酮酸也可以出现相同的状况。在这种丙酮酸积累的情况下，它将通过下述二途径的任何一个途径发生变化。



最初的重要途径是由丙酮酸脱羧酶导向乙醛的脱羧过程（反应⑪）。这种过程广泛分布于植物界，在自然条件下（需氧条件下），只起一个安全活塞的作用，乙醛供以NADH，则在酒精脱氢酶的作用下，产生酒精（反应⑫）。这两个反应（反应⑪⑫）已知是酵母发酵的最后阶段，有时有人把到此部分为止的过程作为糖酵解。

丙酮酸代谢的另一途径，是经由与 NADH 联系的乳酸脱氢酶作用向乳酸还原的过程（反应⑬）。无论是向乳酸或酒精方向那一个变化，在丙酮酸变化时，都消费等克分子的NADH。假若糖酵解中形成的丙酮酸全部被还原，并形成这些产物时，那么，在糖酵解过程中的还原步骤和氧化步骤之间（一分子丙酮酸形成一分子 NAD）就成为严密的平衡（参阅图 1.1）。

China 需要全本请访问 www.ertongbook.com