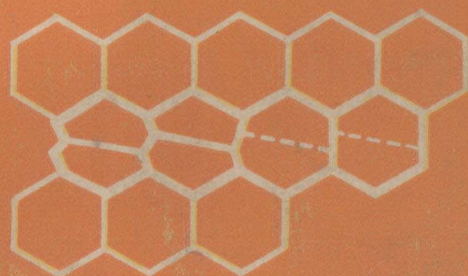


CELL BIOLOGY



**细胞的结构
与
细胞的代谢**

江苏科学技术出版社

细胞生物学丛书

细胞的结构与细胞的代谢

主 编 尤复翰 陆佩洪

编 者 (以姓氏笔画为序) 王昭贤

王韞明 尤复翰 李功藩

孙宁珍 陆佩洪 陈俊才

江苏科学技术出版社

细胞生物学丛书
细胞的结构与细胞的代谢

尤复翰 陆佩洪 主编

出版：江苏科学技术出版社

发行：江苏省新华书店

印刷：淮阴新华印刷厂

开本 787×1092 毫米 1/16 印张 18.5 插页 2 字数 460,000

1982 年 8 月第 1 版 1982 年 8 月第 1 次印刷

印数 1-6,500 册

书号 13196·105 定价 2.35 元

责任编辑 张湘君

前 言

当代生物学已经获得了巨大的进展。在性质上由经典的以单纯描述现象为主的形态性学科提高为以现代化手段从事模拟与分析为主的功能性学科，其研究领域亦有了重要的延伸，纵深方面已达到了分子和电子的水平，并且正面临着新的突破。由于自然科学其它部门与生物科学的合作，出现了分子生物学、量子生物学、宇宙生物学、生物环境保护学、生物控制论与信息论、生物能力学、生物系统及生物工程学等新学科。“细胞生物学”与传统的“细胞学”有着根本的区别，她代表了现代生物学向微观世界发展的分支。因为生命的物质基础虽然是象蛋白质与核酸那样的生物大分子，但任何分子本身决不能表现完整的生命活动，只有当它们处于“细胞”这样的特定系统中，才能真正出现典型的生命现象。细胞又是一切宏观生命现象的结构、机能与发展的最小基本单位。所以，细胞生物学是一门承上启下的学科，是用新观点和新方法研究生命活动的部门，是衔接宏观生物界与微观生物界研究的关键，她有责任找出从无生命物质到生命、从细胞到生物体之间活动规律的内在联系，并用以解决许多农业、医学、工业中的实践问题。

为了给大学生以现代生物学的启蒙，提供生物学的新知识，我国部颁综合性大学生物学系的教学计划中，将细胞生物学列为继生物化学之后开设的第一门公共必修生物学课程。

本课程虽然已有统编教材，但鉴于细胞生物学发展很快，积累资料十分丰富，学科的范围和内容均未定型，我们认为有必要编写这套《细胞生物学丛书》。它基本上是一组高等学校的教学参考书，供有关专业教师的备课与参考，并推荐作为大学高年级学生和研究生提高课、选修课和专业课的教材；它适合于分子生物学、生物化学、生物物理学、生物能学、生物力学、生理学、理论免疫学、生物信息论、生物控制论、生物无机化学、酶学、生物膜学、生物工程学、生物系统学、仿生学、遗传学、生物进化论、细胞动力学、组织学、胚胎学、微生物学、化学生物分类学等课程的需要。也可作为中学教师和农业、医学实际工作者进修生物学基础理论知识的读物；凡是愿意涉猎生物学领域，有志于从事仿生学与生物工程学的教学、物理学与化学以及工程技术工作者们，在本丛书中也可能会发现他们感到兴趣的东西，并找到与生物学工作者之间的共同语言和合作项目。

为了理论联系实际，根据当代技术科学基本分成材料科学、能源科学与信息科学等三大系统，本丛书亦从材料（结构）、能源与信息等三个方面来说明微观生物界的现象和机理，以适应仿生学、生物工程学、生物系统学的需要。

鉴于生物学界擅长形象思维而不惯于运用抽象思维的特点，本丛书尽量采取直观的叙述形式，尝试着从头说起，并且一讲到底，即所谓从ABC到XYZ，把专门名词和术语的由来，问题的来龙去脉，直至最新的进展，存在的疑难问题和争论，都予以系统的阐明。

本丛书分成五册陆续出版：《细胞的结构与细胞的代谢》、《细胞的运输与细胞的能源》、《细胞的通讯与细胞的防御》、《细胞的遗传》、《细胞的发育》。

本丛书资料来源，绝大多数直接采用1975~1981年间出版的各种外文书籍和杂志，其中包括有关方面的现期期刊、各种年鉴，以及各种专著、丛书、手册和高级教科书等。

由于本丛书的内容遍及生物学各个领域，因此，我们组织了动物生理学、植物生理学、组织胚胎学、遗传学、生物化学等有关方面的教师共同编写，以保证科学质量。

尽管我们作了努力，但是限于时间的仓促，更限于我们的水平，本丛书仍然存在不少问题，读者也一定会发现书中的缺点和错误，我们诚恳地欢迎你们提出意见、建议和批评，作为我们修改时的依据。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

目

录

1.1	生物元素	1
1.2	细胞内有机物的组成元素——C、H、O、N	3
1.3	碳是生物分子的中心	3
1.4	生物分子与“生命”有关的特性	4
1.5	细胞的无机成分	4
1.6	各种离子型元素的生物学	5
2.1	分子的结构	11
2.2	络合物	26
2.3	水分子的生物学作用	30
3.1	大分子化合物的理化特性	33
3.2	大分子的结构程度与信息含量	34
3.3	生物大分子的结构层次	36
4.1	胰岛素	52
4.2	细胞色素 c	54
4.3	肌红蛋白	54
4.4	血红蛋白的结构	57
4.5	血红蛋白的作用	57
4.6	血红蛋白的作用机制	59
4.7	分子病	60
5.1	分离和提纯各种细胞成分的方法	63
5.2	分析和测定	70
1.1	生物世界的大和小	74
1.1	生物世界的结构层次	74

1.2	各种生物学科领域及其不同的研究方法	75
1.3	微观生物世界的大小次序	77
1.4	分子装配成细胞的过程	79
2.1	细胞的近代概念	81
2.2	细胞的细胞器	81
2.3	微膜系统	82
2.4	微梁系统	89
2.5	微球体系统	99
1.1	生命及细胞的起源	103
1.1	生命起源	103
1.1	物质世界的发展总过程	103
1.2	有机化合物的非生物起源	105
1.3	生物大分子的合成	108
1.4	多分子系统与非细胞形态生命的出现	113
2.1	细胞起源与进化	117
2.1	细胞起源	117
2.2	细胞的进化	122
1.1	各种生物学科领域及其不同的研究方法	75
1.3	微观生物世界的大小次序	77
1.4	分子装配成细胞的过程	79
2.1	细胞的近代概念	81
2.2	细胞的细胞器	81
2.3	微膜系统	82
2.4	微梁系统	89
2.5	微球体系统	99
1.1	生命及细胞的起源	103
1.1	生命起源	103
1.1	物质世界的发展总过程	103
1.2	有机化合物的非生物起源	105
1.3	生物大分子的合成	108
1.4	多分子系统与非细胞形态生命的出现	113
2.1	细胞起源与进化	117
2.1	细胞起源	117
2.2	细胞的进化	122
1.1	生物世界的大和小	74
1.1	生物世界的结构层次	74

第三节 酶的结构与功能	146
3.1 活性部位	146
3.2 酶分子构象与催化作用.....	149
3.3 辅酶和辅基.....	150
3.4 溶菌酶.....	154
3.5 α -胰凝乳蛋白酶.....	159
3.6 羧肽酶A.....	160
3.7 吡啶核苷酸辅酶和脱氢酶.....	163
3.8 α -酮酸脱氢酶.....	165
第五章 细胞代谢的控制	169
第一节 细胞代谢的特点	169
1.1 生物热力学.....	169
1.2 生物新陈代谢与非生物新陈代谢 的区别.....	172
1.3 代谢类型.....	176
第二节 酶反应的控制	179
2.1 底物供应.....	179
2.2 酶的状态.....	181
2.3 产物的反馈.....	187
第三节 酶与酶之间的关系	189
3.1 多亚基酶.....	189
3.2 多酶系统.....	193
3.3 酶的定位.....	194
3.4 酶的限速和加速(生化放大)作用	195
第四节 代谢过程的调节	197
4.1 三种调节水平.....	197
4.2 糖酵解的调节.....	200
4.3 丙酮酸氧化脱羧和三羧酸循环的 调节.....	201
第六章 细胞组分的合成	206
第一节 碳素同化	206
1.1 糖的生物合成.....	207
1.2 脂类的生物合成.....	213
第二节 氨基酸的合成与转化	217
2.1 合成氨基酸的基本反应.....	217
2.2 非必需氨基酸的生物合成.....	219
2.3 必需氨基酸的生物合成.....	220
第三节 核苷酸及多核苷酸的生物 合成	228

3.1 单核苷酸的生物合成.....	228
3.2 多核苷酸的生物合成.....	231
第四节 蛋白质的生物合成	235
4.1 信使核糖核酸(mRNA).....	237
4.2 转运核糖核酸(tRNA).....	240
4.3 氨基酰-tRNA合成酶.....	246
4.4 核糖核蛋白体.....	249
4.5 可溶性蛋白质因子.....	257
4.6 多体模型.....	263
参考文献	267
中英名词对照	269

第一章 细胞的化学成分

生物体是由各种化学分子组成的。组成生物体的化学分子和其它分子一样,也是由各种原子所组成,原子由各种基本粒子所组成,基本粒子则是由更小的物质单位——“基础粒子”所组成。这样,由基础粒子到基本粒子、原子、分子、物体(包括生物体)、星球、宇宙,构成了物质世界的不同层次。

各种生物形态、构造、生活方式和习性等方面虽然差别很大,但是组成生物体的化学成分却基本相同。

组成生物体的分子在结构上虽然十分复杂,但是它的组成元素种类绝对不会超过地球表面存在的化学元素。

第一节 组成细胞的元素

地球表面,包括空气、海洋、土壤和岩石,都由 90 种天然存在的化学元素所组成(另有 16 种人造元素,不存在于自然界),其中 22 种元素为细胞的必要成分,被称为生物元素。

1.1 生物元素

22 种生物元素中只有 16 种是所有生物的细胞都具备的(表 1-1)。生物体的化学组成并不单纯是它们环境的反映(表 1-2)。由表 1-2 可见,生物体中含量最多的 4 种元素是氢、氧、碳和氮,它们约占大多数细胞重量的 99%,而地表含量最多的 4 种元素却是氧、硅、铝和铁。生物体中的碳、氢和氮远比地壳中丰富,这是因为这些元素常常形成挥发性的或是易溶于水的化合物,在地面上活跃地参与地质大循环过程,也就有可能积极地进入生物学的小循环。

表 1-1 组成生物体的元素

组成有机物的元素	单原子的离子	微量元素
O	Na ⁺	Mn
C	K ⁺	Fe
N	Mg ²⁺	Co
H	Ca ²⁺	Cu
P	Cl ⁻	Zn
S		Si

● 微量元素中右边一行所属元素不是所有生物都具有的。

表 1-2 生物界与非生物界的元素分布

地壳 (包括陆地、水体及大气)		生物体	
元 素	重 量 %	元 素	重 量 %
氧 (O)	49.5	O	65
硅 (Si)	25.3	C	18
铝 (Al)	7.5	H	10
铁 (Fe)	5.08	N	3
钙 (Ca)	3.39	Ca	2
钠 (Na)	2.63	P	1
钾 (K)	2.40	K, S, Cl	99%
镁 (Mg)	1.93	Na, Mg, Fe	
	97.69%	Mn, Cu, I	0.9
氢 (H)	0.87		99.9%
钛 (Ti)	0.63		
氯 (Cl)	0.19	Co, Zn, B	
磷 (P)	0.12	Mo, F, Si	
	99.50%	V, Cr, Sn	
锰 (Mn)	0.090	Se	0.1
碳 (C)	0.080		
硫 (S)	0.060		
钡 (Ba)	0.040		
铬 (Cr)	0.038		
氮 (N)	0.030		
氟 (F)	0.026		
锆 (Zr)	0.023		
锶 (Sr)	0.020		
镍 (Ni)	0.018		
锌 (Zn)	0.017		
钒 (V)	0.018		
铜 (Cu)	0.010		
	总计: 99.96%		
			总计: 100.0%

如果把参与细胞组成的化学元素单独列在周期表中 (表 1-3), 可以看到, 参与生物体组成的元素, 主要是轻元素, 最重的元素是碘 (原子量 127), 其中 C、H、O、N、S 及 P 等几种元素靠得较近, 似乎组成了一条“生命线”, 它们是细胞内有机成分的主要组成元素。

表 1-3 生物体元素成分与化学周期表

										B	C	N	O			Ne											
										Al	S	P	S	Cl	Ar												
										Ga	Ge	As	Se	Br	Kr												
										In	Sb	Te	Xe														
Li	Be									Cs	Ba	La	Hf	Ta	W	Re	Os	Ir	Pt	Au	Hg	Tl	Pb	Bi	Po	At	Rn

1.2 细胞内有机物的组成元素——C、H、O、N

这些元素具有共同的化学性质：它们可以因共有电子对而迅速形成共价键。由于共价键的强度与成键原子的原子量成反比，故C、H、O、N形成的共价键很稳定。氢需要一个电子对、氧需要两个电子对、氮需要三个电子对、碳需要四个电子对，就能使各自的电子层饱和而形成稳定的共价键化合物。这四种元素易于相互反应而使外层电子饱和，C、N、O可以共有一对或两对电子而形成单键或双键，C可以与另一个C或N原子形成三键，这类键在自然界中是罕有的。C原子这种多样而稳定的结合方式，是导致生物分子种类繁多的一个原因。

1.3 碳是生物分子的中心

碳是有机物的特有元素，它是生物分子的结构中心。碳原子可以彼此反应并形成稳定的、共价结合的碳-碳化合物，而且碳原子之间能够结合成链式或环式结构，其长度和大小几乎是无限度的，因此成为各种有机分子的骨架——碳干。由于碳原子还可以与其它很多种元素如H、O、N、S、P……的原子形成稳定的共价键，因而能在有机分子的结构中引入不同种类的官能团；另外，由于碳原子的四面体构型，产生了大量的同分异构体。因此，没有另外一个元素象碳元素那样，能够生成如此众多（大小和形状）的化合物和如此多样的官能团。硅虽是在本身原子间相互形成共价键的另一个元素，而且它在地壳中的含量远比碳为多，但它不能象碳元素那样在有机世界中发挥作用，其原因何在？从表 1-4 看出，硅的弱点可能主要是由于硅-硅键的不稳定性，它在氧的作用下易生成硅酸或不溶于水的二氧化硅聚合物。

表 1-4 碳化合物与硅化合物的理化特性比较

	X-O 键强度	两性氧化物	X-O-X 结合	X-H 键强度	X-X 结合
碳	较弱，易被还原， 能成有机烃	为CO ₂ ，气态物质， 易溶于水，化学性 质较活泼	成为链或环	较强，稳定，难于 被氧化	能形成单、双或 叁键，或为长链 状、环状、稠环 状，可形成大分 子化合物
硅	较强，难于还原， 不能成烃化合物	为SiO ₂ ，固态物质， 熔点高，与水不发 生反应，仅溶于 HF，化学性质不 活泼	能形成链状、环状、 片状及网状的结构， 成为无机大分子 子	较弱，不稳定，在 室温或稍高于室温 时即被氧化	可形成有限大小 程度的化合物， 最大为Si ₆ H ₁₄

1.4 生物分子与“生命”有关的特性

单纯主要由碳和氢等元素组成的生物分子多数是非极性的，与水的亲和力低，使生物体与水环境之间形成一定的界面，这是生命诞生和存在的必要条件。氮、氧、硫等参与组成后，引起了有机分子电荷分布的不均匀。同时，因这些元素而形成的官能团发生酸式或碱式解离，使分子出现了极性，能与水分子形成氢键，因而表现为亲水性，其结果是使生物分子与其水环境之间增强了相互作用。(表 1-5)

表 1-5 有机分子的各种亲水基团

中性:	$\text{R}-\text{OH}$ 醇基	$\text{R}-\text{C}\begin{matrix} \text{O} \\ \parallel \\ \text{H} \end{matrix}$ 醛基	$\text{R}-\text{C}\begin{matrix} \text{O} \\ \parallel \\ \text{R} \end{matrix}$ 酮基
酸性:	$\text{R}-\text{SH}$ 巯基	$\text{R}-\text{C}\begin{matrix} \text{O} \\ \parallel \\ \text{OH} \end{matrix}$ 羧基	$\text{R}-\text{NO}_2$ 硝基
碱性:	$\text{R}-\text{NH}_3^+$ 氨基	$\text{R}-\text{NH}_2$ 亚氨基	$\text{R}-\text{C}\begin{matrix} \text{O} \\ \parallel \\ \text{NH} \end{matrix}-\text{R}$ 酰胺基

氮参加主链结构后，改善了大分子的机械性能，使之增加弹性。(纯碳链—C—C—C—比较坚硬，而多肽链—C—C—N—较为柔软。)

氮、氧、硫等与碳形成杂环有机化合物，常具有特殊的生物学活性。氧、硫和磷等可在有机分子间或分子内形成桥式连接，可以影响分子的形状及性能。

1.5 细胞的无机成分

细胞内除有机成分外，还含有种类颇多的无机成分，约占细胞总固体的 3~5% (骨骼组织中更要高得多)。金属元素中以 Na、K、Ca、Mg 的含量较多，例如，一个 70 公斤体重的人含 Ca 1,050 克，K 245 克，Na 105 克，Mg 35 克。Fe、Zn、Rb 要少些，分别为 3 克、2.3 克和 1.2 克，其中 Fe、Zn 对正常代谢是必要的，而 Rb 还不清楚。其它含量低于 1 克而为代谢必需的金属元素有：Cu (100 毫克)、Mn (20 毫克) 和 Co (~5 毫克)。近来发现 Cr (<6 毫克)、Sn 和 V 也是高等动物必需的元素，Ni、Pb 等可能也是需要的。

灰分中的非金属元素主要是 P (人体中 700 克)、S (175 克) 和 Cl (105 克)。除这三种必需的非金属元素外，高等动物尚需 Se、F、Si 和 I，植物还需 B。

有的所谓微量元素，从细胞中含量的百分比看来是相当低的，但是在原子水平上分析，它在细胞中的数量还是可观的，比如人的红细胞，它的体积约为 80 立方微米，在每一个红细胞中约含有 7×10^5 个“微量金属”的 Cu 原子，最近还发现有 10^5 个营养上必须的 Sn 原子，甚至含有 2×10^4 个“有毒”的金属 Ag 原子，浓度虽仅 10^{-7}M ，但微量的 Ag 可能具有催化功能。此外，还含有 B 和 Al (各为 3×10^5 个原子)、As (7×10^5 个原子)、Pb (7×10^5 个原子) 和 Ni (2×10^4 个原子)。而 Ac、Po、Pa 和 Ra，平均每个红细胞还不到一个原子，这才算是真正的“微量”元素了。

无机成分中按各元素对生物的作用可分为四类：

必需元素 包括金属元素 Na、K、Ca、Mg、Fe、Zn、Co、Mn、Cu 以及非金属元素 P、S、Cl 等。这类元素的特点为：存在于所有健康组织中，各种生物间浓度范围几乎相同；生物缺少这类元素，生理机能异常，补加后可恢复健康。

有利元素 如 V、Cr、Ni、Si、Sn、F、Br、Se，它们不是正常生理所必须的，但少量存在可增进健康。

闲入元素 如 Al、Cs、Rb 等，对代谢似乎没有作用，而且个体之间的含量差别较大，少量存于细胞内并无有害作用。

污染元素 如 Pb、Cd、Hg 等，可引起生物体罹病，甚至有致癌作用。

生物体还能由水中富集很多元素，可达 10^4 倍或更多。海生生物除大量积累 Na 和 Cl 外，几乎可富集所有的元素。常见一种或一类生物对个别元素具有特别高的亲和力，成为“特异积累生物”。例如，石松积累 Al，褐藻积累 B，脊椎动物骨骼中积累 F，某些细菌、浮游生物和木贼积累 Fe，禾本科植物、木贼、硅藻和某些原生动物积累 Si，褐藻积累 Sr 比 Ca 更多；某些海鞘类动物积累 V；蕨类积累 Y（钇）；腔肠动物积累 Zn；海绵动物则同时积累 B 和 Si。

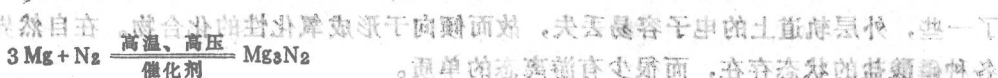
动物不同的组织细胞也常常可以浓缩某种离子。例如，头发和羽毛中积累 Al、As、I 和 V；肾中积累 Cd、Hg 和 Mn；脂肪组织中积累 Sn；前列腺中积累 Zn 和 Sr；脑中积累 Cu；眼的脉络膜中积累 Ba。在细胞的细胞器和亚细胞区域中无机离子的含量差别很大，如：铜在牛心线粒体中浓度为整个细胞的 $10\sim 15$ 倍。

无机离子在细胞中的作用，有的作为酶的激活剂，如 Cl^- 激活唾液淀粉酶， Mg^{2+} 激活 ATP 酶；有些金属离子参与酶分子的组成，如 Zn^{2+} 参与碳酸酐酶的组成， Mo^{2+} 参与固氮酶的组成；Fe、Cu 和 Co 能可逆地氧化还原，因而成为很多氧化还原酶活性部位的功能成分，如细胞色素氧化酶中的 Fe，多酚氧化酶中的 Cu；金属离子还可以作为一个生物大分子各个亚基之间或与其它大分子之间的交联中心，如 Si 可加强结缔组织中糖蛋白之间的联系。另外，与金属离子的结合也可以引起大分子构象的变化，从而影响大分子的生物学活性。

1.6 各种离子型元素的生物学

生物细胞组成中的各种元素，在进入细胞时的状态是不同的，有的是中性分子状态，如 C 为 CO_2 ，H 及 O 为 H_2O ；有的是阴离子状态，如 N 为 NO_3^- （或 NH_4^+ ），P 为 PO_4^{3-} 、 HPO_4^{2-} 或 $H_2PO_4^-$ ，S 为 SO_4^{2-} 或 SO_3^{2-} ，Cl 为 Cl^- 等；有的则是阳离子状态，如 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Fe^{2+} （ Fe^{3+} ）等。下面说明几种主要生物元素（除已经讲过的 C、H 及 O 之外）的化学性质以及它们所参与的生物学过程。这些元素包括 N、P、S、Na、K、Ca、Mg、Fe、Cu 及 Mo 等。

1.6.1 氮 它在地球上主要是以分子状态存在于大气中。氮是由两个氮原子以三个共价键结合成的气态分子： $:\ddot{N}::\ddot{N}:(N\equiv N)$ 。 N_2 的化学性质非常不活泼，既不与金属作用，也不与非金属作用；但是在高温、高压、放电或有催化剂存在的条件下，它可以与各种金属或非金属生成氮化物。例如氮与镁生成氮化镁：



活泼金属的氮化物容易被水解而放出氨来。这个过程，在原始的地球条件下，可能进行，所以对生命起源极为重要。

氮与氧在电弧作用下生成氧化氮：



氧化氮溶解于水而成硝酸，现在地球上经常进行着这个过程，例如雷雨以后，有一定数量的硝酸流进土壤。

有意义的是氮族元素（包括N和P）的原子由于它外层电子构型为 ns^2np^3 ，都是全满的 ns 轨道和半满的 np 轨道，具有比较稳定的状态，得失电子而形成离子的倾向很小，所以它们形成的化合物所具有的主要是共价键而不是离子键。的确，氮在自然界主要是以 N_2 的状态存在，在生物细胞内也主要存在于大分子有机化合物中。但是生物细胞却只能吸收它的离子状态化合物，即 NH_4^+ 或 NO_3^- 。自然状态的氮和细胞内的氮都是处于还原状态的，然而，细胞在吸收氮时却宁可要氧化态的 NO_3^- ，而不要还原态的 NH_4^+ ，尽管吸收进细胞的 NO_3^- ，仍然需要经过一系列的还原过程，才能最终成为细胞结构中的 $-\text{NH}_2$ 。这是一个颇费周折的生物学过程。（图1-1）

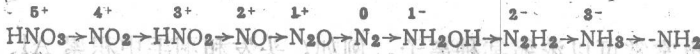


图 1-1 氮原子的氧化还原状态与氧化还原全过程

氨的分子结构为一个三角锥形，它的氮原子在角锥顶端，而三个氢原子在锥体的三个脚上，这种构型使它具有明显的极性，所以易溶于水，且能与水分子间形成氢键，甚至能把水分子中的氢核吸引到自己表面上来，形成了一个四面体结构。（图1-2）

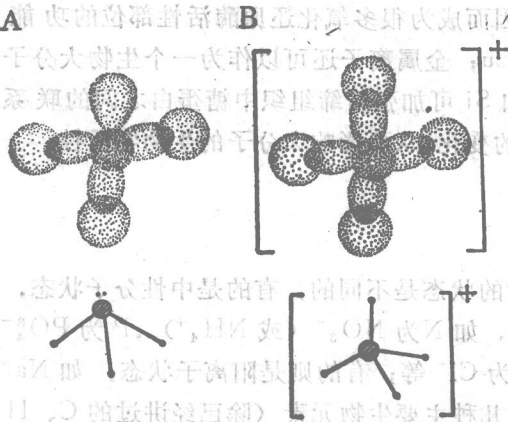


图 1-2 简单氮化合物的构型

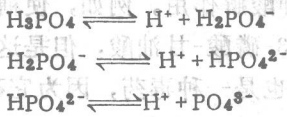
A. 氨分子， B. 铵离子。

（斜线圆圈表示氮原子，黑点为氢原子）

在现代地球上，已无太古时代的高温 and 高压等条件，生物细胞的氮源主要依靠生物学的小循环，起关键作用的是两类微生物，一类微生物能将有机态的氮分解成无机态的氮化合物，最后甚至还原成氮气而重返大气。这个过程是必要的，避免因氮不断积压在有机残体中，从而耗尽了氮的自然资源，因为氮在大气中虽然含量达到体积的78.09%，但在整个地壳内的丰度却只有0.0046%。另一类是某些具有固氮能力的微生物，它们能把大气中的游离氮转化成氨，令人惊讶的是它们在进行固氮时并不要求高温和高压，也不要求放电，只是在一个温和的细胞内环境中，依靠了几种特殊的蛋白质，就能有效地进行，在这方面，人类技术界很值得向它们学习。在氮的生物学小循环中，若说微生物是关键性的细胞，则钼是关键性的原子，因为循环的始和终都有含Mo的酶参加，即固氮酶和硝酸还原酶。

1.6.2 磷 它虽与氮同族，但化学性质比氮要活泼得多，原因是毕竟它的原子半径大了一些，外层轨道上的电子容易丢失，故而倾向于形成氧化性的化合物。在自然界主要是以各种磷酸盐的状态存在，而很少有游离态的单质。

在细胞中的磷，主要成为磷酸 (H_3PO_4) 状态，游离的磷酸是一种中强性的三元酸，在不同的 pH 条件下，它能解离成：



因此，它有较强的缓冲剂作用，以保持细胞内氢离子浓度的稳定。

但磷酸的主要存在状态是形成细胞中的有机组分，它常与各种有机化合物形成酯键，磷参加到脂类分子的结构中去，并借磷酸酯键连接一些强的极性基团，形成各种磷脂类化合物。这类化合物都是兼性分子，即分子的一端亲脂而另一端亲水，由于具有这样的性质，它们就成为细胞膜的结构基础。磷酸与糖类分子形成酯键，使它们成为活化状态的代谢物质，能够活跃地进行合成和分解反应，还能活跃地进行运输。磷酸与蛋白质的结合与解脱，是细胞调节蛋白质（酶）活性的一种方式。

磷酸的一个重要生物学作用是架桥，除了在磷脂类化合物中，磷能将甘油酯与一些极性分子相连接之外，更重要的是借磷酸的架桥作用而将各种核苷酸连成长链，形成 DNA 和 RNA。

磷酸还能自我架桥，成为多聚体。例如：两分子磷酸脱水缩合而成焦磷酸 ($H_4P_2O_7$)，三分子缩合成三磷酸，以至可以形成多磷酸化合物；此外还能与胺类分子共聚而成杂多酸。(图 1-3) 多磷酸化合物对于细胞的生命活动非常重要，因为磷酸缩合成多磷酸时可以贮存较多的能量，分子中单体之间的键能比糖苷键或肽键和酯键所含的能量要高得多。因此，多磷酸化合物是细胞能量代谢中的一个主要的调节物。有些微生物以多磷酸作为贮能化合物，如酵母细胞中有聚合度达 260 的多磷酸；而所有的生物都依靠二磷酸及三磷酸化合物（如二磷酸及三磷酸核苷）作为能量周转的分子形式，细胞常常直接利用这些多磷酸化合物所含的能量，去作各种各样的生物学功。

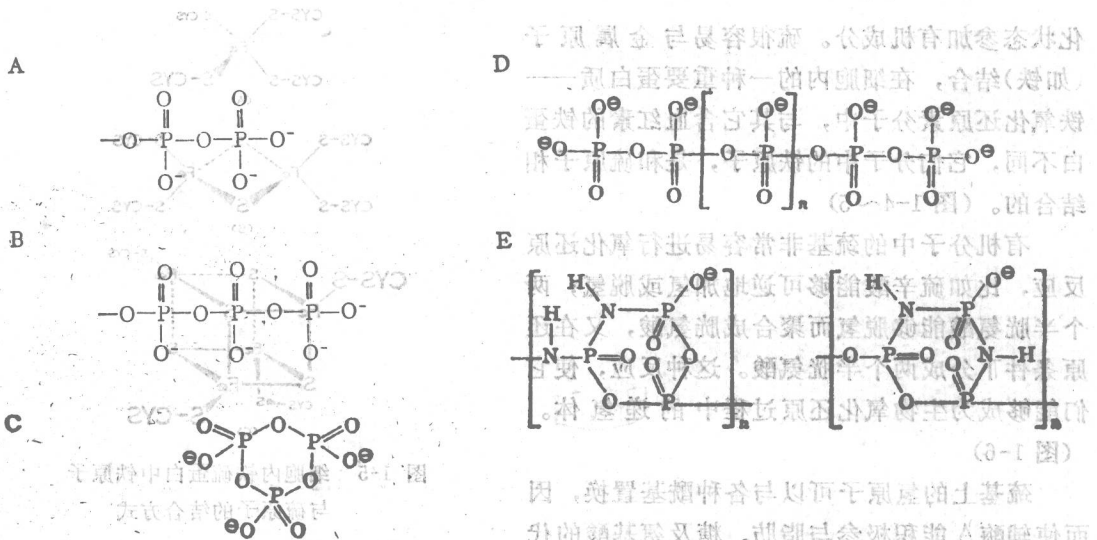


图 1-3 几种磷酸多聚化合物
A. 焦磷酸, B. 线型三磷酸, C. 环型三磷酸, D. 多磷酸通式, E. 胺磷多聚物。

砷的含氧酸 AsO_4^{3-} 与磷酸的化学性质相似，包括分子的大小、形状以及参加生物化学反应的能力。但是砷酸与各种有机分子所形成的酯和磷酸酯相比是极不稳定的，实际上在酶的表面即行水解，砷酸亦能模仿磷酸的磷酸解作用而进行砷酸解作用。例如，使糖原或蔗糖降解成 1-砷酸-葡萄糖，亦能使 3-磷酸甘油酸生成 1-砷酸-3-磷酸-甘油酸，但是这些砷酸酯都不能象磷酸酯那样产生 ATP，所以砷酸是一种解联剂，也是一种毒药，因为它破坏了细胞正常的能量代谢。

1.6.3 硫 与氮和磷相同，硫也是以氧化态离子被细胞所吸收，而还原态的化合物则是细胞的毒物。但是，在细胞内部也与氮一样，主要以还原状态存在于有机分子结构中，例如硫辛酸、半胱氨酸和辅酶 A 分子中的巯基、蛋氨酸中的甲巯基以及维生素 B₁ 和生物素中的含 S、N 杂环等；在细胞外的间质中及细胞膜上有多糖及脂肪酸的硫酸酯，这时硫才以氧化态存在。

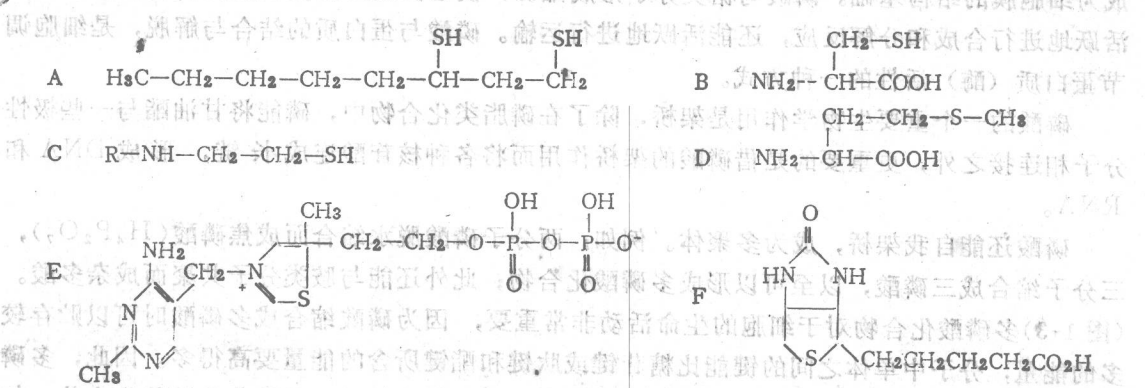


图 1-4 细胞中的几种重要的含硫化合物

- A. 二硫辛酸, B. 半胱氨酸, C. 辅酶A中的氨基乙硫醇, D. 蛋氨酸,
E. 维生素B₁(硫胺素)的含硫杂环, F. 生物素分子的含硫杂环。

化状态参加有机成分。硫很容易与金属原子(如铁)结合，在细胞内的一种重要蛋白质——铁氧化还原素分子中，与其它含血红素的铁蛋白不同，它们分子中的铁原子，是和硫原子相结合的。(图1-4~5)

有机分子中的巯基非常容易进行氧化还原反应，比如硫辛酸能够可逆地加氢或脱氢，两个半胱氨酸能够脱氢而聚合成胱氨酸，又在还原条件下分成两个半胱氨酸。这种反应，使它们能够成为生物氧化还原过程中的递氢体。

(图 1-6)

巯基上的氢原子可以与各种酰基置换，因而使辅酶 A 能积极参与脂肪、糖及氨基酸的代谢，因为它能传递各种代谢过程中的中间产物，比如乙酰基等。

蛋白质多肽链的半胱氨酸残基之间也可以脱氢而结合，使各多肽链之间或肽链内部形成

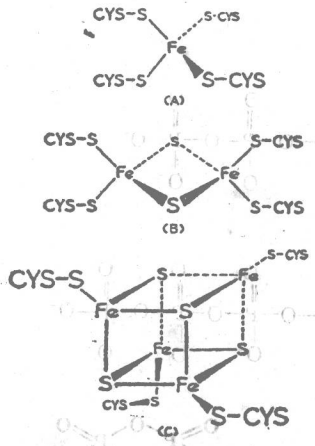


图 1-5 细胞内铁硫蛋白中铁原子与硫原子的结合方式

- (A) 单铁络合物; (B) 二铁原子团; (C) 四铁原子团。(注: CYS-S为半胱氨酸, S为不稳定硫原子)

二硫桥，对于决定蛋白质分子的三级和四级结构有重要作用。

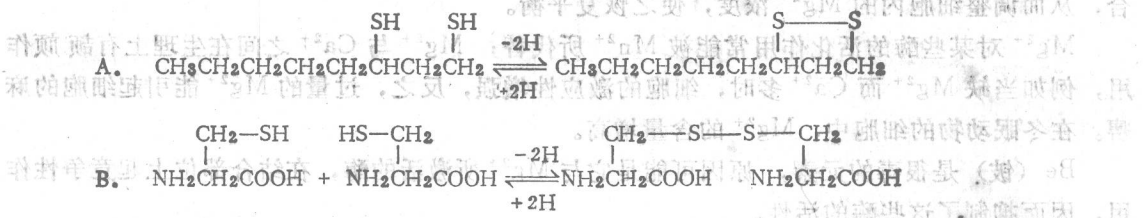
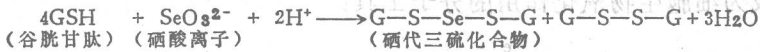


图 1-6 含硫基有机化合物的氧化还原反应
A. 胱氨酸, B. 半胱氨酸。

硒与硫同族，它的无机化合物能替代 S 的生理作用，但 S 不能代替 Se 的生理作用。细胞内的含 S 有机化合物——谷胱甘肽是引导无机硒进入有机结构中去的媒介，它能与硒形成硒代三硫化物这样的中间体。



1.6.4 碱金属离子 包括 Na^+ 、 K^+ 、 Rb^+ 及 Cs^+ 等。 Na^+ 对大多数生物细胞并非必需，只是动物细胞的必需元素。但是，即使是动物， Na^+ 主要存在于细胞间液中，而细胞内的 Na^+ 含量也是比较低的，只有 K^+ 的 $1/10 \sim 1/5$ ，而且细胞还有不断地将 Na^+ 排出的趋势；相反， K^+ 在细胞内的浓度要比细胞间液中高得多。细胞利用 Na^+ 和 K^+ 的这种浓度梯度，作为细胞激性的分子基础，如当神经细胞接受刺激后，引起细胞膜对这两种离子的透性改变，于是它们各自顺着浓度梯度而运动 (K^+ 由细胞内向外，而 Na^+ 由细胞外向内)，这时细胞就产生电冲动。

K^+ 是所有生物细胞都需要的元素，在细胞内的浓度较高，如大肠杆菌达 200 毫克分子，哺乳动物的肌肉细胞中也有 150 毫克分子。 K^+ 在细胞中始终以离子状态起作用，有些酶的催化活性需要 K^+ 的存在。

K^+ 与 Na^+ 虽同属碱金属，但其生理作用不能相互代替，然而 Rb^+ 能部分代替 K^+ 的作用， Cs^+ 的代替作用则较差。有的生物细胞中，甚至 H^+ 都能代替 K^+ 的大部分生理作用，如褐藻即是。

1.6.5 碱土金属 Ca^{2+} 在生物体内主要也是存在于细胞间质中，在细胞内含量较少，而且细胞有不断将 Ca^{2+} 排出的趋势，以致细胞内的浓度仅为细胞外的 $1/10^3 \sim 1/10^5$ 。植物的 Ca^{2+} 存在于细胞壁的果胶层中，动物的 Ca^{2+} 存在于结缔组织间质中，如脊椎动物骨骼中的坚硬部分为羟化磷灰石，是钙的磷酸盐： $[\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2]$ 。

在细胞内的钙往往由蛋白质或糖类分子所螯合，有些蛋白质主要起贮存 Ca^{2+} 的作用，如兔子肌肉中的螯钙蛋白，每分子能结合 43 个 Ca^{2+} 。

细胞内的 Ca^{2+} 主要用于细胞的激性过程，特别在动物肌肉细胞中，当接受刺激时， Ca^{2+} 从贮存状态释放，并结合到细胞内与运动有关的丝状蛋白（肌动蛋白）上去，从而引起肌肉细胞的收缩。

Mg^{2+} 则主要存在于细胞之内，大部分束缚在蛋白质、ATP、ADP 及其它的含磷化合物和羧酸类化合物中。

Mg^{2+} 与 H^+ 一样，在细胞中必须保持平衡。某些情况下，如因运动而加速了糖酵解反应，乳酸积累，引起了肌肉细胞的酸化 (pH 值由 $7.3 \rightarrow 6.3$)，这时就会有较多的 Mg^{2+} 从

ATP 等分子上解离下来，于是红细胞的血红蛋白释放二磷酸甘油酸，它能与游离的 Mg^{2+} 结合，从而调整细胞内的 Mg^{2+} 浓度，使之恢复平衡。

Mg^{2+} 对某些酶的活化作用常能被 Mn^{2+} 所代替； Mg^{2+} 与 Ca^{2+} 之间在生理上有颞颥作用。例如当缺 Mg^{2+} 而 Ca^{2+} 多时，细胞的激应性增强，反之，过量的 Mg^{2+} 能引起细胞的麻痹。在冬眠动物的细胞中， Mg^{2+} 的含量增高。

Be (铍) 是很毒的元素，原因可能是它与 Mg^{2+} 所激活的酶，在结合部位上起竞争性作用，因而抑制了这些酶的活性。

从进化角度来看， Mg^{2+} 参加生命物质系统比较早，细胞对它已有相当完善的调节作用，而 Ca^{2+} 则较迟参与细胞的生命活动，因此细胞还没有来得及对它的代谢实现控制，于是 Ca^{2+} 的过渡沉积，常成为某些疾病的原因。

1.6.6 重金属 铁和铜是两个典型的重金属元素，它们虽然不是同族，但都有明显的变价作用，Cu 主要为 +2 价，也成 +1 价；Fe 则为 +3 价和 +2 价。由于它们在变价过程中有电子的得失，所以成为细胞生物氧化作用的分子工具：



这两种离子在细胞内并非游离状态，总是和蛋白质等大分子络合在一起，有些蛋白质就是专门用于贮存和运输它们的，如微生物的蓝色蛋白和人体的运铜蛋白，鸡的伴白蛋白既贮铁、又运铁。

铜与蛋白质的结合，通过原子本身与多肽链上蛋氨酸的硫原子间形成配位键；而铁则虽有直接与半胱氨酸的硫配位的状态，但大多数含铁蛋白中的铁却处于卟啉环中央空腔内， Fe^{3+} 能与氧原子配位，但更容易与氮原子配位，Fe 与 O 的结合容易解开，而铁与卟啉环中氮原子间的配位键非常稳定，所以是铁蛋白的主要结构形式。Fe 与 O 之间可逆地结合与脱离，是血红蛋白输氧作用的依据；而稳固地处于卟啉环中铁原子的变价行为，则使细胞色素成为呼吸作用的电子传递体。

此外，Cu 和 Fe 还是很多酶的辅基成分。

原始性的厌氧细菌没有含 Cu 及 Fe 的蛋白质——包括与生物氧化有关的酶和传递体，因而它们的能量代谢水平是很低的；细胞中出现了含 Cu 或含 Fe 的蛋白质后，对供应细胞以充足的生活能量是极为有利的；但是，活跃的生物氧化系统依靠着 Cu 和 Fe 的变价可逆性，因此在过高氧分压的条件下，若造成了 Cu 和 Fe 的不可逆氧化，则会产生氧的毒性，而好氧生物的细胞却具有保护性设备，就能在进化的道路上跨出这样重要的一步——由厌氧生活走向好氧生活。

钼属于第二过渡系的重金属，生物细胞所需要的金属原子中大概数它最重的了。长期以来，认为植物及微生物细胞中有含钼的蛋白，而动物中则缺乏，实际上已发现有 4 种含 Mo 的酶存于动物细胞，即乙醛氧化酶、肝的黄素氧化酶、黄素脱氢酶以及亚硫酸氧化酶；另外 3 种为植物和细菌的硝酸还原酶、细菌的甲酸脱氢酶以及固氮酶。

钼在细胞中以氧化态存在，大部分为 Mo^{6+} ，它能形成 4、6 以至 8 个配位键。所有含钼酶的分子量都超过 10,000，而且常常同时含 2 个 Mo 原子，但两个钼原子分处两个蛋白质亚基

上。在固氮酶上可以发生， $2Mo^{6+} \xrightleftharpoons[-6e]{+6e} 2Mo^{3+}$ 的反应，因此能传递 6 个电子给 N_2 ，而使它