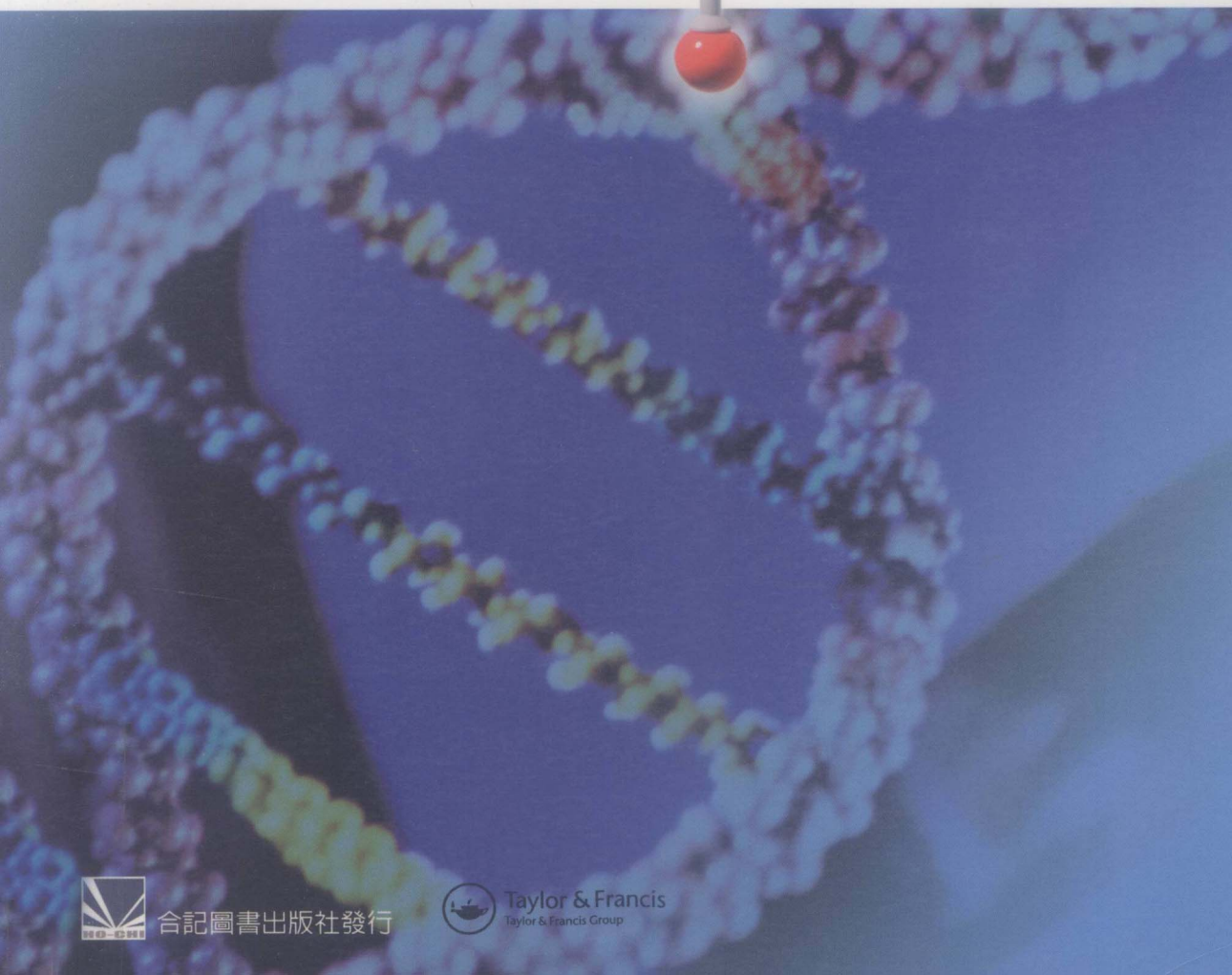


生物化學 筆記

Instant Notes in
Biochemistry
Third Edition

原著
David Hames
Nigel Hooper

譯者
張毓萍 國立成功大學生物學研究所碩士



合記圖書出版社發行



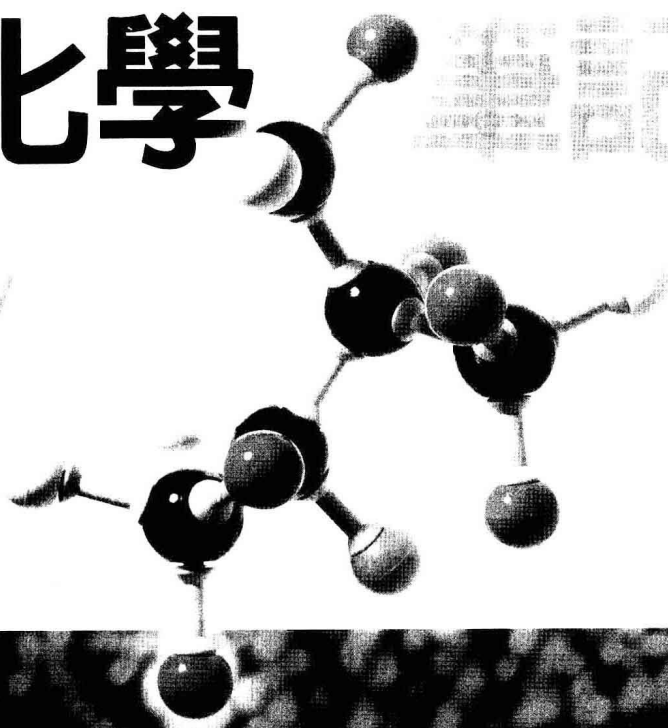
Taylor & Francis
Taylor & Francis Group

05
70116

生物化學 筆記

Instant Notes in
Biochemistry
Third Edition

David Hooper
David Hooper



合記圖書出版社發行

Instant Notes in Biochemistry

Third Edition

By David Hames

Nigel Hooper

ISBN 0-4153-6778-6

Copyright © 2005 by Taylor & Francis Group

All rights reserved. No part of this book may be reprinted, reproduced, transmitted, or utilized in any form by any electronic, mechanical, or other means, now known or hereafter invented, including photocopying, microfilming, and recording, or in any information storage or retrieval system, without written permission from the publisher.

Copyright © 2010 by Ho-Chi Book Publishing Co.

All rights reserved. Published by arrangement with Taylor & Francis Books Ltd.

Ho-Chi Book Publishing Co.

Head Office	322-2, Ankang Road, NeiHu Dist., Taipei 114, Taiwan. TEL: (02)2794-0168 FAX: (02)2792-4702
1st Branch	249, Wu-Shing Street, Taipei 110, Taiwan. TEL: (02)2723-9404 FAX: (02)2723-0997
2nd Branch	7, Lane 12, Roosevelt Road, Sec. 4, Taipei 100, Taiwan. TEL: (02)2365-1544 FAX: (02)2367-1266
3rd Branch	120, Shih-Pai Road, Sec. 2, Taipei 112, Taiwan. TEL: (02)2826-5375 FAX: (02)2823-9604
4th Branch	24, Yu-Der Road, Taichung 404, Taiwan. TEL: (04)2203-0795 FAX: (04)2202-5093
5th Branch	1, Pei-Peng 1st Street, Kaoshiung 800, Taiwan. TEL: (07)322-6177 FAX: (07)323-5118
6th Branch	632, ChungShan Road, Hualien 970, Taiwan. TEL: (03)846-3459 FAX: (03)846-3424
7th Branch	272 Shengli Road, Tainan 704, Taiwan. TEL: (06)209-5735 FAX: (06)209-7638

本書經原出版者授權翻譯、出版、發行；版權所有。
非經本公司書面同意，請勿以任何形式作翻印、攝影、
拷錄或轉載。

國家圖書館出版品預行編目資料

生物化學筆記 / David Hames, Nigel Hooper	
原著：張毓萍譯。--初版。--臺北市：合記，	
2010.05	
面：	公分
參考書目：	面
含索引	
譯自：Biochemistry, 3rd ed.	
ISBN 978-986-126-677-0 (平裝)	
1. 生物化學	
399	99005452

生物化學筆記

譯者 張毓萍
助理編輯 許豪珊
創辦人 吳富章
發行人 吳貴宗
發行所 合記圖書出版社
登記證 局版臺業字第0698號
社址 台北市內湖區(114)安康路322-2號
電話 (02)27940168
傳真 (02)27924702
網址 www.hochi.com.tw
70磅 高白環保道林紙 448頁 56版

西元 2010 年 5 月 10 日 初版一刷

版權所有・翻印必究

總經銷 合記書局
郵政劃撥帳號 19197512
戶名 合記書局有限公司

北醫店 電話 (02)27239404
臺北市信義區(110)吳興街249號

臺大店 電話 (02)23651544 (02)23671444
臺北市中正區(100)羅斯福路四段12巷7號

榮總店 電話 (02)28265375
臺北市北投區(112)石牌路二段120號

臺中店 電話 (04)22030795 (04)22032317
臺中市北區(404)育德路24號

高雄店 電話 (07)3226177
高雄市三民區(807)北平一街 1 號

花蓮店 電話 (03)8463459
花蓮市(970)中山路632號

成大店 電話 (06)2095735
台南市北區(704)勝利路272號



譯者序

(FOREWORD)

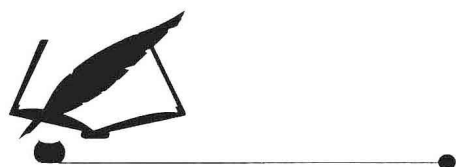
還記得在大學時代剛接觸這門生物化學學科時，爲了背熟繁如星海的專有名詞，不知道坐在書桌前嘆了多少的氣，更別說還要理解這些陌生名詞間是如何串聯或相互影響的。而逐漸這些陌生名詞變成好友時，你將讚嘆生物世界的奧妙，爲了驅動一個生物體，需要執行多少精心設計的程式。

本書簡明扼要的擷取出生化學的重點知識，或許可減低初接觸生化學時的辛苦，對於大學新生定有相當大的幫助，也可替將來要研習更高階的生化學打下基礎。

翻譯期間適逢我的健康事業正如火如荼地進行，感謝大學同學君如協助校正部份章節與完成圖說翻譯。也感謝親愛的另一半，在我閉關翻譯的期間，對於事業的協助及參與。

譯者學經歷

- | | |
|--|---------------------|
| 2008.6 ~ 至今 | 陽光分子營養俱樂部台南區總監 |
| 2006.10 ~2008.2 | 成大技術移轉服務中心 副理 |
| 2005.8 ~2006.7 | 成大微免所研究助理 |
| 2003.6 ~2005 | 台岳生物科技公司 副研究員、一級工程師 |
| 2001.9 ~2003.6 | 國立成功大學生物學研所碩士 |
| 主要研究領域：神經科學 | |
| 碩士論文：探討 Glial cell line derived neurotrophic factor (GDNF) | |
| 對小膠質細胞活化的影響－ integrin $\alpha 5$ 與 $\beta 1$ 表現的研究 | |
| 1996 ~2000 | 國立台灣大學植蟲害學系病理組畢業 |



前言

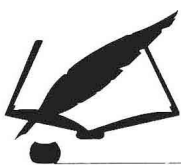
(PREFACE)

猶記得看見一位快畢業的學生，在等待畢業口試時，還努力翻閱著《生物化學筆記》，這或許象徵該書相當成功。當然，我們強烈建議不要到最後關頭才臨時抱佛腳，但這次的例子證明，一本講述基礎生化學的教科書，採用簡潔易懂的形式編寫，將對讀者有很大的幫助。

在此必須澄清的是，本書不是爲了要取代那些內容豐富詳盡、提供尖端資訊的教科書，而是要讓讀者切中要點，了解核心知識並能輕鬆理解。對主修生化學的學生，可將此書當成教材中的輔助說明；對那些選修的學生而言，閱讀此書可以快速獲得主要知識與概念。

本書讀者主要鎮定大一和大二剛入門的學生，然而對於大四的學生在面對某些課業的難題時，它亦可成爲良師益友。這第三版已經廣納許多的意見與建議，我們非常高興接到來自讀者與學術界同行的想法，並已修正許多錯誤、遺漏與模糊不清之處。若您有發現任何遺漏，請不吝告訴我們。這個修正版也反映上一版問世後生物化學的新進展方向，同時仍保留這個學科核心的範疇。本書也包含了細胞結構與影像、蛋白質體學、微陣列、訊息傳遞等延伸範疇。在前幾版，我們考慮到如何幫助學生好好了解這門學科，並作爲他們考前的快速複習，故只編入基礎的知識。本書不僅可掌握這門學科，也可當成查閱一些不易記誦知識的現成資源。我們希望這本書爲學子們帶來幫助。

David Hames
Nigel Hopper



縮寫

(ABBREVIATIONS)

A	adenine	DNase	deoxyribonuclease
ACAT	acyl-CoA cholesterol acyltransferase	DNP	2,4-dinitrophenol
ACP	acyl carrier protein	dTTP	deoxythymidine 5'-triphosphate
ADP	adenosine diphosphate	<i>E</i>	redox potential
AIDS	acquired immune deficiency syndrome	EC	Enzyme Commission
Ala	alanine	EF	elongation factor
ALA	aminolaevulinic acid	eIF	eukaryotic initiation factor
AMP	adenosine monophosphate	ELISA	enzyme-linked immunosorbent assay
Arg	arginine	ER	endoplasmic reticulum
Asn	asparagine	ETS	external transcribed spacer
Asp	aspartic acid	F-2,6-BP	fructose 2,6-bisphosphate
ATCase	aspartate transcarbamoylase	FAB-MS	fast atom bombardment mass spectrometry
ATP	adenosine 5'-triphosphate	FACS	fluorescence-activated cell sorter
ATPase	adenosine triphosphatase	FAD	flavin adenine dinucleotide (oxidized)
bp	base pairs	FADH ₂	flavin adenine dinucleotide (reduced)
C	cytosine	FBPase	fructose bisphosphatase
cAMP	3', 5' cyclic AMP	<i>N</i> -fMet	<i>N</i> -formylmethionine
CAP	catabolite activator protein	FMNH ₂	flavin mononucleotide (reduced)
cDNA	complementary DNA	FMN	flavin mononucleotide (oxidized)
CDP	cytidine diphosphate	FRET	fluorescence resonance energy transfer
cGMP	cyclic GMP	GalNAc	<i>N</i> -acetylgalactosamine
CM	carboxymethyl	GDP	guanosine diphosphate
CMP	cytidine monophosphate	GFP	green fluorescent protein
CNBr	cyanogen bromide	GlcNAc	<i>N</i> -acetylglucosamine
CoA	coenzyme A	Gln	glutamine
CoQ	coenzyme Q (ubiquinone)	Glu	glutamic acid
CoQH ₂	reduced coenzyme Q (ubiquinol)	Gly	glycine
CRP	cAMP receptor protein	GMP	guanosine monophosphate
CTL	cytotoxic T lymphocyte	GPI	glycosyl phosphatidylinositol
CTP	cytosine triphosphate	GPCRs	G protein-coupled receptors
Cys	cysteine	GTP	guanosine 5'-triphosphate
$\Delta E_0'$	change in redox potential under standard conditions	Hb	hemoglobin
ΔG	Gibbs free energy	HbA	adult hemoglobin
$\Delta G^\ddagger$	Gibbs free energy of activation	HbF	fetal hemoglobin
$\Delta G^{0'}$	Gibbs free energy under standard conditions	HbS	sickle cell hemoglobin
DAG	1,2-diacylglycerol	HDL	high density lipoprotein
dATP	deoxyadenosine 5'-triphosphate	His	histidine
dCTP	deoxycytidine 5'-triphosphate	HIV	human immunodeficiency virus
ddNTP	dideoxynucleoside triphosphate	HMG	3-hydroxy-3-methylglutaryl
DEAE	diethylaminoethyl	HMM	heavy meromyosin
dGTP	deoxyguanosine 5'-triphosphate	hnRNA	heterogeneous nuclear RNA
DIPF	diisopropylphosphofluoridate		
DNA	deoxyribonucleic acid		

hnRNP	heterogeneous nuclear ribonucleoprotein	pK	dissociation constant
HPLC	high-performance liquid chromatography	PKA	protein kinase A
hsp	heat shock protein	PP _i	inorganic pyrophosphate
Hyl	5-hydroxylysine	Pro	proline
Hyp	4-hydroxyproline	PQ	plastoquinone
IDL	intermediate density lipoprotein	PSI	photosystem I
IF	initiation factor	PSII	photosystem II
Ig	immunoglobulin	PTH	phenylthiohydantoin
IgG	immunoglobulin G	Q	ubiquinone (coenzyme Q)
Ile	isoleucine	QH ₂	ubiquinol (CoQH ₂)
IP ₃	inositol 1,4,5-trisphosphate	RER	rough endoplasmic reticulum
IPTG	isopropyl-β-D-thiogalactopyranoside	RF	release factor
IRES	internal ribosome entry sites	RFLP	restriction fragment length polymorphism
ITS	internal transcribed spacer	RNA	ribonucleic acid
K	equilibrium constant	RNase	ribonuclease
K _m	Michaelis constant	rRNA	ribosomal RNA
LCAT	lecithin-cholesterol acyltransferase	rubisco	ribulose biphosphate carboxylase
LDH	lactate dehydrogenase	SDS	sodium dodecyl sulfate
LDL	low density lipoprotein	Ser	serine
Leu	leucine	SER	smooth endoplasmic reticulum
LMM	light meromyosin	snoRNA	small nucleolar RNA
Lys	lysine	snoRNP	small nucleolar ribonucleoprotein
Met	methionine	snRNA	small nuclear RNA
MS	mass spectrometry	snRNP	small nuclear ribonucleoprotein
mV	millivolt	SRP	signal recognition particle
mRNA	messenger RNA	SSB	single-stranded DNA-binding (protein)
NAD ⁺	nicotinamide adenine dinucleotide (oxidized)	TBP	TATA box-binding protein
NADH	nicotinamide adenine dinucleotide (reduced)	TFII	transcription factor for RNA polymerase II
NADP ⁺	nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (oxidized)	TFIIIA	transcription factor IIIA
NADPH	nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (reduced)	Thr	threonine
NAM	N-acetylmuramic acid	T _m	melting point
NHP	nonhistone protein	Tris	Tris(hydroxymethyl)aminomethane
NMR	nuclear magnetic resonance	tRNA	transfer RNA
ORF	open reading frame	Trp	tryptophan
PAGE	polyacrylamide gel electrophoresis	Tyr	tyrosine
PC	plastocyanin	UDP	uridine diphosphate
PCR	polymerase chain reaction	UMP	uridine monophosphate
PEP	phosphoenolpyruvate	URE	upstream regulatory element
PFK	phosphofructokinase	UTP	uridine 5'-triphosphate
Phe	phenylalanine	UV	ultraviolet
P _i	inorganic phosphate	Val	valine
pI	isoelectric point	V ₀	initial rate of reaction
		VLDL	very low density lipoprotein
		V _{max}	maximum rate of reaction



目錄

(CONTENTS)

A

- A1 原核細胞結構 1
- A2 真核細胞結構 4
- A3 細胞骨骼和分子馬達 9
- A4 生物影像 18
- A5 細胞分離 24

B

- B1 胺基酸 29
- B2 酸和鹼 33
- B3 蛋白質的結構 37
- B4 肌紅素與血紅素 48
- B5 膠原蛋白 56
- B6 蛋白質純化 62
- B7 蛋白質電泳 69
- B8 蛋白質定序與胜肽合成 75

C

- C1 酵素導論 83
- C2 熱力學 91
- C3 酵素動力學 96
- C4 酵素的抑制 102
- C5 酵素活性的調控 105

D

- D1 免疫系統 113
- D2 抗體：總論 117
- D3 抗體的合成 122
- D4 以抗體為工具 127

E

- E1 膜脂質 131
- E2 膜蛋白與碳水化合物 138
- E3 小分子的輸送 145
- E4 巨分子的輸送 151
- E5 細胞訊息傳遞 156
- E6 神經功能 167

F

- F1 DNA 結構 173
- F2 基因與染色體 178
- F3 細菌 DNA 的複製 183
- F4 真核生物 DNA 的複製 188

G

- G1 RNA 結構 193
- G2 原核生物的轉錄 195
- G3 操作子 199
- G4 真核生物基因轉錄：總覽 206
- G5 真核生物中蛋白質編碼基因的轉錄 208
- G6 第二型 RNA 聚合酶對轉錄的調控 212
- G7 真核生物中前 mRNA 的加工 220
- G8 核糖體 RNA 228
- G9 轉移 RNA 235

H

- H1 遺傳密碼 241
- H2 原核生物轉譯作用 245
- H3 真核生物轉譯作用 254
- H4 蛋白質輸送 257
- H5 蛋白質糖基化 265

I

- I1 DNA 革命 269
- I2 限制酶 271
- I3 核酸雜交實驗 276
- I4 DNA 選殖 281
- I5 DNA 定序 286
- I6 聚合酶連鎖反應 289

J

- J1 單糖與雙糖 293
- J2 多糖與寡糖 300
- J3 糖酵解作用 304
- J4 葡萄糖生糖作用 315
- J5 磷酸五碳糖途徑 323
- J6 肝糖代謝 327
- J7 肝糖代謝的調控 330

K

- K1 脂肪酸的結構與角色 335
- K2 脂肪酸的分解 339
- K3 脂肪酸的合成 346
- K4 三酸甘油酯 352
- K5 膽固醇 357
- K6 脂蛋白 363

L

- L1 檸檬酸循環 367
- L2 電子傳遞鏈與氧化磷酸化反應 372
- L3 光合作用 384

M

- M1 固氮作用與同化作用 395
- M2 胺基酸代謝 399
- M3 尿素循環 407
- M4 血質與葉綠素 413



A1

原核細胞結構 (PROKARYOTE CELL STRUCTURE)

重點整理

原核生物 (Prokaryotes)	原核生物是地球上含量最豐富的生物體，分為不同的兩類，細菌〔bacteria，或稱為真細菌 (eubacteria)〕以及古菌〔archaea，或稱為古細菌 (archaeobacteria)〕。原核細胞沒有由膜包覆的細胞核。	
細胞結構 (Cell structure)	每個原核細胞皆被原生質膜 (plasma membrane) 所包覆。原核細胞不具有次細胞胞器，僅有由原生質膜內陷摺疊所形成的間體 (mesosome)。去氧核糖核酸 (DNA) 則在細胞質內聚合形成擬核 (nucleoid)。	
細菌細胞壁 (Bacterial cell walls)	肽聚糖細胞壁（由蛋白質和寡糖組成）保護原核細胞，以避免機械性壓力或滲透壓的傷害。某些抗生素，如青黴素 (penicillin)，其攻擊的目標酵素即包含合成細菌細胞壁的酵素。葛蘭氏陽性細菌具有一層包圍細胞膜的厚細胞壁，而葛蘭氏陰性細菌則具有較薄的細胞壁和外膜，在細胞壁和外膜之間部位稱為周質空間 (periplasmic space)。	
細菌的鞭毛 (Bacterial flagella)	某些細菌具有尾狀鞭毛，細菌對化學物質起反應而能穿越其周圍介質（化學趨性，chemotaxis）是藉由鞭毛的旋轉來推進。細菌鞭毛由稱為鞭毛素 (flagellin) 的蛋白質所構成，所形成的長形纖維藉由鞭毛弧與鞭毛引擎相連。	
相關主題	真核細胞的結構 (A2) 細胞骨骼與分子馬達 (A3) 胺基酸 (B1) 膜脂質 (E1)	膜蛋白與碳水化合物 (E2) 基因與染色體 (F2) 電子傳遞鏈與氧化磷酸化 (L2)

原核生物 (Prokaryotes)

原核生物是地球上為數最多分佈最廣的生物體，被歸為此類是緣於他們都不具有由膜所包覆的細胞核。原核生物由兩種不同但相關的族群組成：細菌 (bacteria 或稱真細菌 eubacteria) 以及古細菌 (archaea 或 archaeobacteria)。原核生物的這兩個不同族群，在地球的生命史上很早就分離。因此，生命的世界有三個主要的範圍或範疇：細菌、古細菌以及真核生物（參閱主題 A2）。細菌是在土壤或水中常見的原核生物，並能夠生活於較大生物體內或體外，包括大腸桿菌 (*Escherichia coli*) 與桿菌 (*Bacillus*) 以及藍細菌（可行光合作用的藍綠藻）。古細菌主要生長在較不尋常的環境中，例如鹽海，熱酸泉，沼澤以及深海中，包括硫細菌以及甲醛菌，然而有些在較不艱險的環境中被發現。

細胞結構 (cell structure)

原核生物一般而言其大小從 0.1 到 $10\ \mu\text{m}$ ，並具有三種基本形狀：球體（球菌），棒狀（桿菌）或螺旋狀（螺旋菌）。和所有的細胞一樣，原核細胞被原生質膜所包覆，使細胞的原生質體完全被包圍其中，並使細胞與外界隔離。原生質膜大約 $8\ \text{nm}$ 厚，由具有蛋白質的脂質雙層膜所構成（參閱主題 E1 和 E2）。雖然原核生物缺乏真核生物所具有的含膜次細胞胞器（參見主題 A2），他們的原生質膜卻可以往內摺疊，而形成間體（圖 1）。這些間體將成為去氧核糖核酸複製（DNA replication）和其他特定酵素進行反應的位置。在行光合作用的細菌中，間體所含的蛋白質和酵素將補抓光的能量，而產生腺苷三磷酸（ATP）。原核細胞的液態細胞質含有大分子〔如：酵素、訊息核糖核酸（mRNA）、轉移核糖核酸（tRNA）、以及核糖體〕、有機化合物、以及細胞代謝所需的離子。原核細胞的染色體也是位於細胞質中，其染色體乃是由單一環狀 DNA 分子聚合形成所謂的擬核（nucleoid）而構成（圖 1，詳見主題 F2）。

細菌細胞壁 (Bacterial cell walls)

為了避免機械性傷害以及滲透壓的壓力，大部分的原核生物胞覆蓋著一層厚約 $3\text{-}25\ \text{nm}$ 的細胞壁（圖 1）。此細胞壁是由寡糖和蛋白質（protein）合成的肽聚糖（peptidoglycan）組成。寡糖的部分由 N-乙醯葡萄糖胺（GlcNAc）和 N-乙醯胞壁酸（NAM）以 $\beta(1\text{-}4)$ 的方式交互相接而構成直鏈狀（詳見主題 J1）。藉由醯胺鍵和 NAM 上的乳酸基鍵結的是含有 D 型胺基酸的四肽（D-amino acid-containing tetrapeptide）。鄰近平行的肽聚糖就藉由這些四肽的側鏈相互以共價鍵鍵結而連結。肽聚糖細胞壁中大量的連結造就了細胞壁的強度和堅硬度。肽聚糖中 D 型胺基酸的存在使得細胞壁得以抵抗一般作用於 L 型胺基酸的蛋白酶（參閱主題

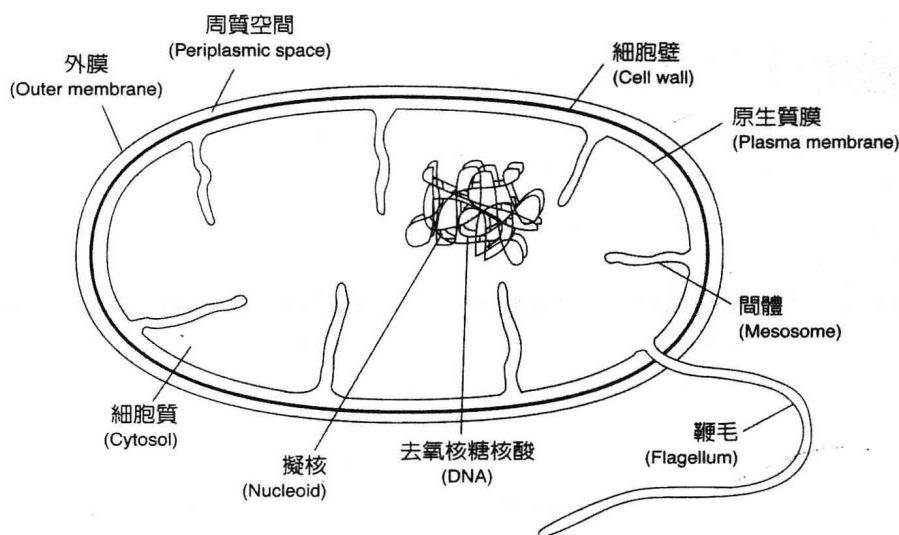


圖 1

原核細胞的構造。

B1)。然而D型胺基酸卻提供了某些**抗生素**作用的目標，以**盤尼西林**為例，盤尼西林可抑制形成肽聚糖共價鍵結所需的酵素，因此可弱化細胞壁。在N-乙醯葡萄糖胺 (GlcNAc) 和N-乙醯胞壁酸 (NAM) 間的 β (1-4) 糖苷鍵對存在於眼淚，黏液以及其他體液中的**溶菌酶**的水解作用很敏感。

細菌可依照其是否可被**革蘭氏染劑**染色，而分為**革蘭氏陽性菌**與**革蘭氏陰性菌**。革蘭氏陽性菌（如：多黏芽孢桿菌，*Bacillus polymyxa*）有一層厚的 (25 nm) 細胞壁包圍在原生質膜外；而革蘭氏陰性細菌（如大腸桿菌）則擁有一個較薄 (3 nm) 的細胞壁和第二層的外膜（圖2）。相較於原生質膜，這層外膜對於相當大的分子（分子量 > 1000 Da）仍具有通透性，這是因為在脂質雙層膜中含有形成孔洞的**孔蛋白 (porin proteins)** 的緣故。在外膜和細胞壁之間則稱為**周質空間**，此空間充滿了由細胞所分泌的蛋白質。

細菌鞭毛 (Bacterial flagella)

許多細菌具有一個或多個尾狀的附屬物，稱為**鞭毛**。藉由**轉動**其鞭毛，細菌可穿過胞外基質而朝向引誘物和遠離避忌物，此特性稱為**化學趨向性 (chemotaxis)**。細菌的鞭毛與真核生物之纖毛及鞭毛的差異有兩點：(1) 每一個細菌的鞭毛都是由分子量為 53 kDa 的蛋白質—**鞭毛素 (flagellin)**—構成，而非真核生物中的管質素 (tubulin)；(2) 其運動的方式為**轉動 (rotates)** 而非擺動。一個大腸桿菌細胞共約有六條鞭毛，分別自其表面的任一隨機位置長出。鞭毛為細小的螺旋狀纖維，直徑約 15 奈米，長度則為 10 微米。電子顯微鏡顯示此**鞭毛纖維 (flagellar filament)** 螺旋迴轉兩圈內就含有 11 個次單元，自底端看來，便如同一個有 11 片扇葉、軸心中空的推進器。鞭毛形成的方式，是新生成的鞭毛素次單元釋出並通過中空軸心、逐漸地一個個加上鞭毛尾端；而介於鞭毛纖維與細胞膜之間的則是**鞭毛弧 (flagellar hook)**，它是由 42 kDa 大小的弧蛋白 (hook protein) 次單元所組成的一個短而彎曲的結構。位於原生質膜內的則是基體 (basal body) 或**鞭毛引擎 (flagellar motor)**，由蛋白質以複雜精細的形式組合而成。具有彈性的鞭毛弧就是附著於一系列包埋在內膜與外膜中的蛋白質環上。當質子流通過靠近外側的一個稱為**定子 (stator)** 的蛋白質環時，可驅動鞭毛的旋轉。類似的質子驅動引擎也出現在 F_1F_0 -ATP 酶合成 ATP 時（詳見主題 L2）。

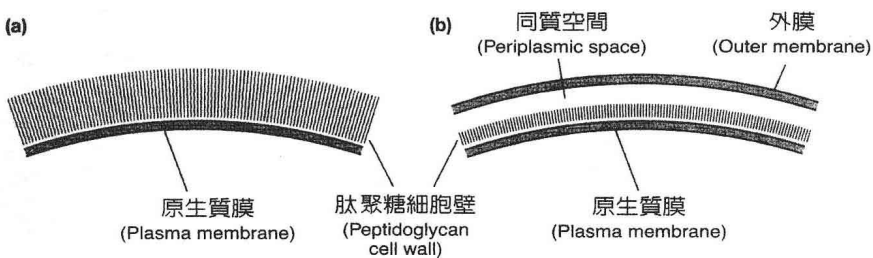


圖 2

細菌細胞壁的構造。(a) 革蘭氏陽性菌；(b) 革蘭氏陰性菌。



A2.

真核細胞結構

(EUKARYOTE CELL STRUCTURE)

重點整理

真核細胞 (Eukaryotes)	真核細胞含有被核膜包覆的細胞核和其他各種具有外覆膜的次細胞（細胞內）胞器，每種胞器各自扮演具有不同的功能。
原漿細胞膜 (Plasma membrane)	原漿細胞膜包覆著細胞，使其與外界環境隔離。由於特定輸送蛋白質的存在，原漿細胞膜是一個具選擇性通透力的屏障，同時，原漿細胞膜具有可和特定配體 (ligands) 結合的受體蛋白質。原漿細胞膜亦參與胞吐作用及胞飲作用。
細胞核 (Nucleus)	細胞核以染色體基因的形式記錄細胞的基因訊息，其外圍被二層膜所包圍，但膜上的核孔允許分子進出細胞核。細胞核中的核仁則是合成核糖體核糖核酸 rRNA 的地方。
內質網 (Endoplasmic reticulum)	此類互相聯繫的網狀胞器被分為二大類。附著有許多核糖體的粗內質網 (RER)，是膜蛋白和分泌型蛋白質生合成及轉譯後修飾的地方；光滑內質網 (SER) 則參與磷脂質的生合成及毒素的去毒化作用。
高基氏體 (Golgi apparatus)	高基氏體由一系列扁平狀的膜包囊所組成，是細胞中分類與包裝中心。高基氏體先吸收來自 RER 所釋出的小液泡，在高基氏體內將蛋白質進一步修飾，接著將這些修飾後的蛋白質裝入不同的液泡，這些液泡最終將與細胞膜或其它胞器融合。
粒線體 (Mitochondria)	粒線體含有被膜間空隙分隔的內膜和外膜。由於外膜具有膜孔蛋白，因此比內膜具有較大的通透性；內膜則有向內彎曲產生的脊，此為可產生 ATP 之氧化磷酸化反應的地方。而中央髓質則為脂質代謝和檸檬酸循環發生之處。
葉綠體 (Chloroplasts)	植物細胞的葉綠體被雙膜所包覆，並具有類囊體小泡所構成的內膜系統，此類囊體互相堆疊形成葉綠餅。類囊體小泡中含有葉綠素，為光合作用進行的場所，而二氧化碳的固定發生在類囊體小泡周圍的液態基質中。



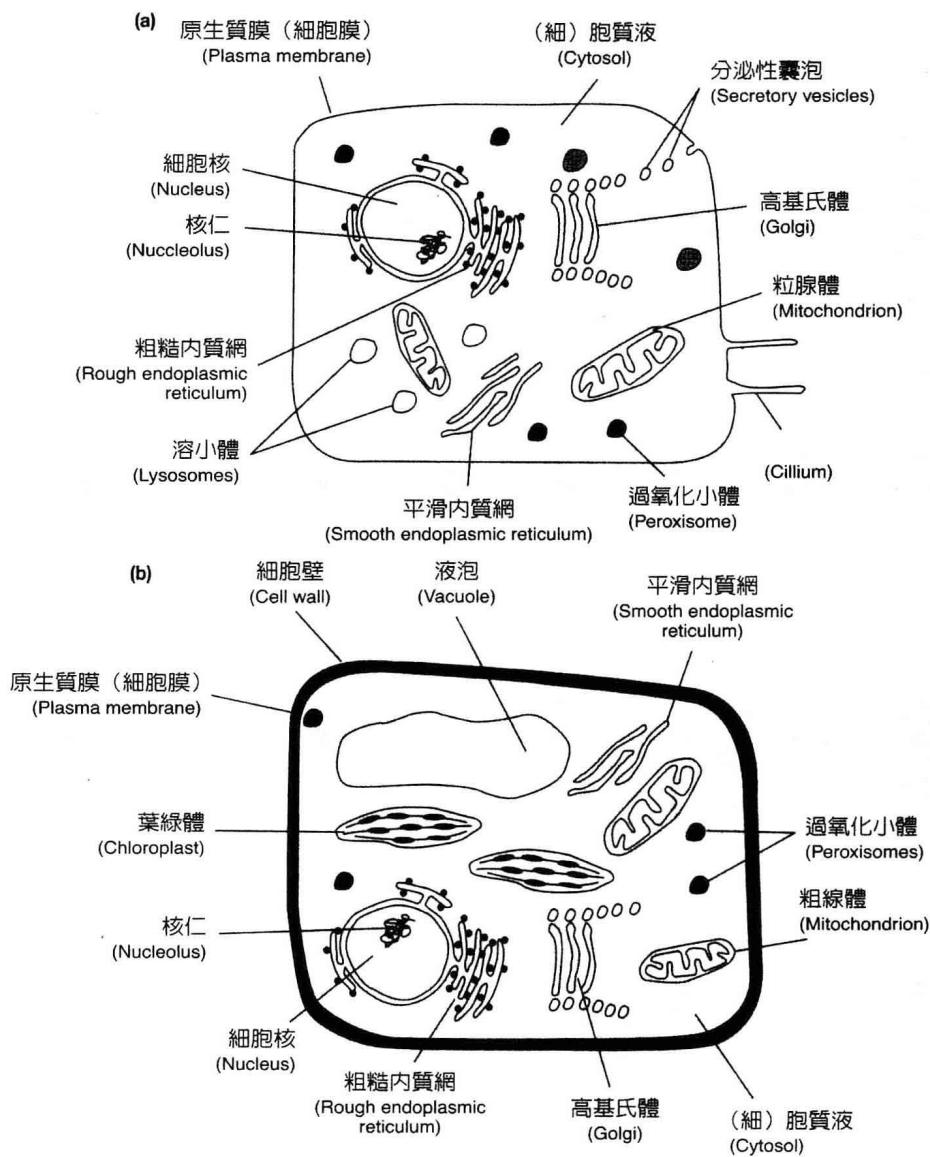
溶小體 (Lysosomes)	在動物細胞中的溶小體，被一層膜所包覆，藉由溶小體膜上的蛋白質將氫離子 (H ⁺) 打入胞器內，溶小體保持胞內酸性的狀態 (pH 4 ~ 5)。在溶小體內含酸性水解酶，用以分解包括胞飲作用或其他因素進入的巨分子。	
過氧化小體 (Peroxisomes)	過氧化小體具有參與分解脂肪酸及胺基酸的酵素，這些酵素作用後所產生的副產品為過氧化氫，這種有毒物質可快速的被過氧化氫酶分解，該酵素也在過氧化小體中被發現。	
(細) 胞質液 (Cytosol)	(細) 胞質液是細胞質中液態的部分，也是細胞的新陳代謝最主要的發生場所，而存在 (細) 胞質液內部的是細胞骨骼，一種用以維持細胞形狀的網狀纖維 (微管、中間絲、微絲)。	
植物細胞壁 (Plant cell wall)	包圍植物細胞的細胞壁由多醣體纖維素構成。在木材中，一種被稱為木質素的酚類聚合物，提供細胞壁額外的堅硬度及強韌性。	
植物細胞的液泡 (Plant cell vacuole)	這種液泡有一層膜，用來儲存營養及廢物，具有酸性的 pH 值，當水分流入而推擠細胞壁時，在細胞內產生膨壓。	
相關主題	細胞骨骼與分子馬達 (A3) 生物影像 (A4) 小分子的運輸 (E3) 大分子的運輸 (E4) 細胞的訊息傳遞 (E5)	基因與染色體 (F2) 蛋白質輸送 (H4) 電子傳遞鏈與氧化磷酸化反應 (L2) 光合作用 (L3)

真核細胞 (Eukaryotes)

真核細胞被原生質膜 (plasma membrane) 所包覆，含有具核膜的細胞核和其它各種次細胞的胞器 (subcellular organelles，如圖 1 所示)，這些胞器是被膜包覆的結構，各具有特定的角色，且由特定的蛋白質及其他分子構成。動物細胞和植物細胞有相同的基本構造，雖然某些胞器和結構只 (存在於) 其中之一 (例如：葉綠體、液泡和細胞壁只在植物細胞中出現，而溶菌體僅在動物細胞中發現)。

原生質膜 (Plasma membrane)

原生質膜包覆著細胞，使其與外界環境隔離，因此能維持細胞質中應有的離子組成及細胞質的滲透壓。像所有的膜一樣，原生質膜阻絕大多數的分子，但膜上特定蛋白質的存在允許特定的分子通過，使得其具選擇性通透的能力 (selectively permeable，詳見主題 E3)；原生質膜亦藉由配體 (ligand，例如荷爾蒙、神經傳導物等小分子) 和它表面的受體蛋白質 (receptor proteins) 結合，而與其他的細胞溝通；原生質膜也參與蛋白質與其他分子的胞吐作用 (分泌) 或胞飲作用 (攝入) (詳見主題 E4)。



1 真核細胞的構造。(a) 典型動物細胞；(b) 典型植物細胞。

細胞核 (Nucleus)

細胞核外圍包有二層膜，即內核膜與外核膜 (inner and outer nuclear membrane)，這兩層膜在核孔 (nuclear pores) 的地方融合。透過核孔，分子物質 (包括 mRNA、蛋白質、核糖體等) 可在細胞核與細胞質間移動，其他的蛋白質，例如調控基因表現的因子，也可以經由這個孔洞自細胞質中輸入至細胞核內。外核膜直接與粗內質網 RER 相連。在細胞核內，DNA 牢牢地纏繞在組織蛋白質 (histone proteins) 上面形成一種被稱為染色體的混合物 (詳見主題 F2)。在顯微鏡下 (詳見主題 A4)，可看到顏色較深的區域叫做核仁 (nucleolus)，是細胞核內專門負責生產核糖體核糖核酸 (rRNA) 的地方。

內質網 (Endoplasmic reticulum)

內質網是由膜構成的相互連結的網狀胞器，在**粗內質網 (rough endoplasmic reticulum; RER)** 表面上附著有許多的**核糖體 (ribosomes)**，是膜蛋白或分泌型蛋白合成的地方（詳見主題 H3）。在 RER 的空腔中含有參與膜蛋白和分泌型蛋白轉錄後修飾（**post-translational modification**，例如：糖基化、水解等，詳見主題 H5）的酵素。表面上無核糖體附著的光滑內質網（**smooth endoplasmic reticulum; SER**），則為**鄰脂質合成 (phospholipid biosynthesis)** 以及許多去毒化反應（**detoxification reactions**）發生的地方。

高基氏體 (Golgi apparatus)

高基氏體由一系列扁平狀的膜包囊所組成，是細胞中合成蛋白質的分發和加工中心（**sorting and processing center**）。由 RER 分泌出的液泡，含有膜蛋白與分泌蛋白，會先與高基氏體融合並將其組成物釋放至高基氏體內，經過一系列高基氏體間的輸送，這些待分泌的蛋白質上會在此作進一步的**轉譯後修飾 (post-translational modifications)**，並分門別類地裝入不同的液泡（詳見主題 H5），這些液泡再由高基氏體吐出，穿越廣大的細胞質，最後與細胞膜結合以釋放其內的蛋白質到胞外空間〔這個過程稱之為**胞外吐作用 (exocytosis)**，詳見主題 E4〕；或與其他的胞器結合（如溶菌體）。

粒線體 (Mitochondria)

一個完整的粒線體包含**內膜 (inner membrane)**、**外膜 (outer membrane)** 以及位於此兩者間的**膜間腔 (intermembrane space)**（圖 2a）。外膜上有**膜孔蛋白質 (porin proteins)**，使其能容忍 1 萬道耳吞大的分子通過，而內膜則遠較外膜無法穿透，並具有大的向內彎曲產生稱為**嵴 (cristae)** 的皺褶，深入**中央基質 (central matrix)** 的部分。內膜是氧化磷酸化作用及電子傳遞鏈產生的地方（詳見主題 L2），而中央基質則是各種新陳代謝反應發生的場所，包含檸檬酸循環（詳見主題 LI）以及脂質的代謝（詳見主題 K2），在基質中也有一些粒線體 DNA 被發現，此種 DNA 編碼某些特殊粒線體蛋白質。

葉綠體 (Chloroplasts)

僅存在植物細胞的葉綠體，也包含**內膜及外膜**。此外，在其內部具有由**類囊體小泡 (thylakoid vesicles)**，為互相連接的小泡，壓扁成碟狀物所構成的廣大內膜系統，類囊體小泡互相堆疊形成**葉綠餅 (grana)**，圖 2b)。類囊體小泡中含有綠色的色素，稱為**葉綠素 (chlorophyll)**，詳見主題 M4)，這種色素與可攝取光能的酵素一同作用，將光能轉換為化學能的形式存在於 ATP 中（詳見主題 L3）。而包圍在類囊膜四周的**基質 (stroma)**，則是固定二氧化碳 (CO₂) 的場所——所謂固定二氧化碳，乃將二氧化碳轉化成有機化合物。葉綠體也和粒線體一樣，擁有一些自己的 DNA，以合成特殊的蛋白質。

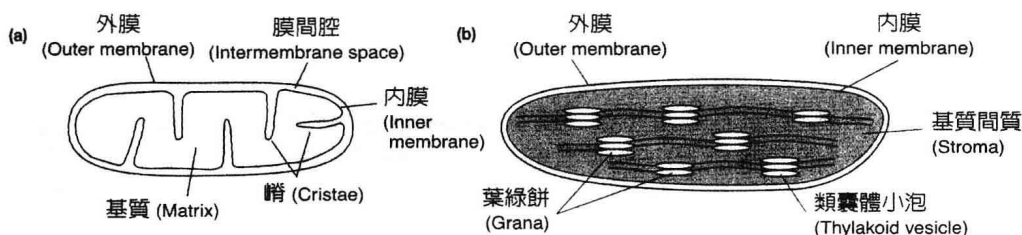


圖 2 (a) 粒線體；(b) 葉綠體的構造圖