



普通高等教育“十二五”规划教材

# 生物化学

## *Biochemistry*

张宁 张惟杰 编著



科学出版社

普通高等教育“十二五”规划教材

# 生物化学

张宁 张惟杰 编著

高等教育出版社



YZL0890168008

科学出版社

北京

## 普通高等教育“十二五”规划教材 内 容 简 介

本书由先后执教于北京大学、浙江大学、上海交通大学的张惟杰教授与青年学者张宁教授共同编写完成。全书综合参考了国内外多部《生物化学》经典教科书,以流畅的语言、生动的实例、翔实的图表,系统介绍了多种生物分子的结构、性质和功能,阐明它们在生物体内的合成和分解代谢过程及相关代谢调控。强调从细胞生命活动的角度去理解生物化学,注重引导学生体会生物化学对其他学科专业的基础作用。本书力求简明扼要,抓住重点,文中配有延伸阅读资料,作为教材的补充、拓展学习材料,可供读者选择阅读(可登录 [www.sciencecp.com](http://www.sciencecp.com) 免费浏览下载)。

本书适用于生命科学及其相关的医药卫生、农林、生物工程、食品、环境、轻化工等学科专业教学使用。

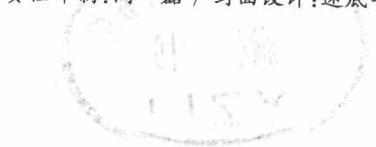
### 图书在版编目(CIP)数据

生物化学/张宁,张惟杰编著. —北京:科学出版社,2013.3  
普通高等教育“十二五”规划教材  
ISBN 978-7-03-035966-7

I. ①生… II. ①张… ②张… III. ①生物化学-高等学校-教材 IV. ①Q5

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2012)第 262778 号

责任编辑:刘 畅 / 责任校对:钟 洋  
责任印制:阎 磊 / 封面设计:迷底书装



科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencecp.com>

北京鑫正大印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2013 年 3 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2013 年 3 月第一次印刷 印张:20 1/2

字数:520 000

**定价: 39.00 元**

(如有印装质量问题,我社负责调换)

## 前　　言

近半个多世纪以来,生命科学的发展突飞猛进,并以极为强势的姿态,渗透和影响着多个相关学科和产业领域,包括医学、药学、农学、环境科学和材料科学,以及发酵工业和食品工业,等等。与此同时,人们试图从物理学和化学两个紧密相关学科的不同角度,来理解生命现象,认识生命活动。相比之下,从化学的角度,切入并研究生命活动,进展更为迅速:对遗传物质分子基础的基本确定,对生物分子在生命过程中的代谢反应的深入理解,使人们已有可能在分子水平上分析和阐明生物体生命过程的化学本质。这正是近数十年来,生命科学深入进展的重要标志。

正因为如此,在高等院校的课程设置中,生物化学课程不但是生命科学学院各专业本科生的重要的专业基础课,也是与生命科学相关的许多学院——医学院、药学院、农学院、环境科学学院、食品科学学院等本科生的重要的专业基础课。把生物化学课学好,把生物化学的基础打扎实,对上述诸多专业的学生来讲,是今后事业发展的极为重要的前提。

与此相应,近一二十年来,国内不同版本的生物化学教科书,也已涌现不少。我们根据自己先后在北京大学、浙江大学、上海交通大学和天津医科大学的教学和科研经验,编著这本《生物化学》教科书,其目标是供生命科学学院及医学院、药学院、农学院、环境科学学院和食品科学学院等学院中,各相关专业本科生使用。

本书的目标是,帮助学习者在生物分子结构、代谢反应和代谢途径、能量代谢和代谢调控等几个重要方面,获得简明而正确的概念和理解;并且注意把生物分子的代谢反应放到生物细胞活动的框架中来,适当地联系生活实际应用,以增强理解,增加学习兴趣。在内容次序的安排上,本书从“蛋白质和酶”开始,进而,把各类生物分子的结构和代谢放在一起讲。这样的格局,与近年来国际上多本优秀《生物化学》教材基本一致。略有不同的是,本书把“能量代谢”放到“糖代谢”后面来讲,希望这样的次序安排更有助于问题的引入。并且,本书把相当一部分内容移置“延伸阅读资料”中,使书的内容更为简明扼要,让读者可以有更多的选择余地。读者可登录 [www.sciencep.com](http://www.sciencep.com) 免费浏览下载。实际效果如何,还期盼得到使用者——老师们和同学们的反馈。

参加本书工作的还有,浙江大学史影老师(参加“延伸阅读资料”的整理和补充),天津医科大学陈丽维老师(参加第11章“分子生物学导论”和“蛋白质技术”等部分的编写和全书图表的修改);此外,上海交通大学的徐颖等,为书稿的整理打印做了许多工作。有了他们的努力,才使本书得以顺利问世。

编　　者

2012年10月

前言	1
<b>第1章 绪论——从分子水平理解生命</b>	1
第一节 生物体的元素组成	1
1. 生物体元素组成的特征	1
2. 常量元素和微量元素	2
第二节 生化反应的水环境	3
1. 水分子是极性分子	3
2. 水分子之间相互形成氢键	3
3. 水分子的解离和酸碱度	3
4. 水是良好的溶剂	4
第三节 生物分子中的化学键	5
1. 生物分子中常见的联键方式	5
2. 生物分子中的非共价键	5
3. 非共价键在生命过程中的重要作用	5
第四节 生物体的分子组成	7
1. 四大类生物分子	9
2. 从生物小分子到生物大分子	10
3. 复合生物大分子	11
第五节 生物体的新陈代谢	11
1. 代谢反应	11
2. 代谢途径和代谢网络	12
思考题	12
<b>第2章 蛋白质和酶</b>	13
第一节 氨基酸是蛋白质的构件分子	13
1. 氨基酸的结构特征	13
2. 不常见氨基酸和氨基酸衍生物	16
3. 氨基酸的理化性质	17
4. 蛋白质水解和氨基酸的分离分析	21
第二节 从氨基酸到蛋白质	22
<b>第3章 维生素与辅酶</b>	55
第一节 什么是维生素	55
1. 维生素的定义	55

2. 维生素的分类 .....	55		
<b>第二节 水溶性维生素 .....</b>	<b>55</b>	<b>第5章 脂代谢 .....</b>	<b>109</b>
1. 维生素 C .....	55	第一节 脂类物质的结构与功能 .....	109
2. 维生素 B <sub>1</sub> ——硫胺素 .....	58	1. 生物体内的脂类物质 .....	109
3. 维生素 B <sub>2</sub> 和维生素 B <sub>3</sub> .....	59	2. 中性脂肪 .....	109
4. 维生素 B <sub>5</sub> ——泛酸 .....	63	3. 复合脂类——磷脂和鞘酯 .....	112
5. 维生素 B <sub>6</sub> .....	64	4. 胆类和类固醇 .....	114
6. 生物素 .....	65	5. 脂蛋白 .....	116
7. 叶酸 .....	66	<b>第二节 脂酸的分解和合成 .....</b>	<b>117</b>
8. 硫辛酸 .....	68	1. 脂酸的分解 .....	117
9. 维生素 B <sub>12</sub> .....	69	2. 脂酸的合成 .....	121
<b>第三节 脂溶性维生素 .....</b>	<b>71</b>	<b>第三节 中性脂肪和磷脂的分解和合成 .....</b>	<b>127</b>
1. 维生素 A .....	71	1. 中性脂肪和甘油磷脂的分解 .....	127
2. 维生素 D .....	73	2. 中性脂肪和甘油磷脂的合成 .....	128
3. 维生素 E .....	74	3. 鞘脂类的合成 .....	130
4. 维生素 K .....	75	<b>第四节 类固醇的合成 .....</b>	<b>132</b>
<b>第四节 作为蛋白质辅助因子的金属离子 .....</b>	<b>76</b>	1. IPP 和 DPP 的合成 .....	132
1. 金属离子和蛋白质的结合 .....	76	2. 胆固醇的合成 .....	132
2. 几类重要的金属离子 .....	77	<b>思考题 .....</b>	<b>135</b>
<b>思考题 .....</b>	<b>78</b>	<b>第6章 生物体的能量代谢 .....</b>	<b>137</b>
<b>第4章 糖代谢 .....</b>	<b>79</b>	<b>第一节 化学反应和化学能变化的基础知识 .....</b>	<b>137</b>
<b>第一节 糖类化合物 .....</b>	<b>79</b>	1. 自由能和标准自由能变化 .....	138
1. 糖的结构特征、理化性质和生物功能 .....	79	2. 标准生成自由能变化和化学反应方向 .....	139
2. 生物体内的重要的糖类化合物 .....	82	3. 偶联化学反应和标准自由能变化的可加性 .....	140
<b>第二节 单糖的分解和合成 .....</b>	<b>88</b>	4. ATP 是生物能量代谢的核心 .....	141
1. 单糖的分解——糖酵解途径 .....	88	<b>第二节 三羧酸循环——“燃料”有机小分子的彻底“燃烧” .....</b>	<b>143</b>
2. 单糖的分解——戊糖磷酸途径 (pentose phosphate pathway) .....	94	1. 三羧酸循环的主要步骤 .....	143
3. 单糖的合成——葡萄糖异生作用 .....	98	2. 三羧酸循环的整体评价 .....	146
4. 双糖的分解和合成 .....	100	3. 三羧酸循环是重要的代谢枢纽 .....	147
<b>第三节 多糖和糖复合物的降解和合成 .....</b>	<b>102</b>	<b>第三节 生物氧化 .....</b>	<b>148</b>
1. 淀粉的降解与合成 .....	102	1. 有机碳化物氧化 .....	148
2. 糖原的降解和合成 .....	103	2. 氧化还原电位和能量计算 .....	149
3. 糖蛋白的生物合成 .....	105		
<b>思考题 .....</b>	<b>106</b>		

3. 呼吸链 .....	150	1. 蛋白质合成是生命活动的重要核心 .....	241
4. 氧化磷酸化 .....	154	2. 蛋白质合成的场所 .....	242
<b>第四节 光合作用.....</b>	<b>157</b>	3. 蛋白质合成的速度和精确度 .....	242
1. 什么是光合作用 .....	157	4. 遗传密码和反密码子 .....	243
2. 光反应——将光能转变为化学能 .....	160	<b>第二节 肽链合成的主要步骤.....</b>	<b>245</b>
3. 暗反应——CO <sub>2</sub> 的固定 .....	166	1. 氨基酸的活化——氨酰-tRNA 的生成 .....	245
4. 光呼吸和光合作用的多种模式 .....	170	2. 肽链合成的起始 .....	247
思考题.....	173	3. 肽链的延伸 .....	250
<b>第 7 章 氨基酸代谢和核苷酸代谢.....</b>	<b>175</b>	4. 肽链合成的终止 .....	252
<b>第一节 氨基酸代谢.....</b>	<b>175</b>	5. 肽链合成的抑制剂 .....	253
1. 氨基酸的分解代谢 .....	175	<b>第三节 蛋白质的定向输送和翻译后修饰.....</b>	<b>253</b>
2. 氨基酸的合成代谢 .....	185	1. 原核细胞合成蛋白质的定向输送和修饰 .....	253
<b>第二节 核苷酸代谢.....</b>	<b>186</b>	2. 真核细胞合成蛋白质的定向输送 .....	253
1. 核苷酸是大分子核酸的基本结构单位 .....	186	3. 新生肽链的共价修饰 .....	256
2. 核苷酸的分解代谢 .....	188	思考题.....	262
3. 核苷酸的合成代谢 .....	191	<b>第 10 章 代谢调控 .....</b>	<b>263</b>
思考题.....	196	<b>第一节 代谢调控的多样性和稳定性.....</b>	<b>263</b>
<b>第 8 章 核酸代谢.....</b>	<b>199</b>	1. 代谢反应的共同特点 .....	263
<b>第一节 大分子核酸的分子结构.....</b>	<b>199</b>	2. 代谢调控的不同层面 .....	264
1. 核苷酸之间的共价键 .....	199	<b>第二节 代谢途径中的酶活性调控.....</b>	<b>265</b>
2. DNA 和 RNA 的一级结构 .....	200	1. 前馈调节和反馈调节 .....	265
3. DNA 的高级结构 .....	202	2. 共价调节和非共价调节 .....	268
4. RNA 的高级结构 .....	205	<b>第三节 细胞分隔和物质跨膜运输.....</b>	<b>272</b>
<b>第二节 DNA 的合成代谢 .....</b>	<b>207</b>	1. 细胞分隔和代谢途径分布 .....	272
1. 生物大分子合成代谢的特点 .....	207	2. 物质的跨膜运入胞内 .....	272
2. DNA 的复制 .....	208	3. 代谢物在细胞内的跨膜运输 .....	276
<b>第三节 RNA 的合成代谢 .....</b>	<b>227</b>	<b>第四节 细胞信号传递.....</b>	<b>279</b>
1. RNA 指导下 RNA 的合成 .....	227	1. 核激素受体调控基因表达 .....	280
2. DNA 指导下 RNA 的合成 .....	229	2. 细胞膜上受体的信号传递途径 .....	281
思考题.....	239	3. 细胞信号传递网络 .....	288
<b>第 9 章 蛋白质合成.....</b>	<b>241</b>		
<b>第一节 生物体内的蛋白质合成.....</b>	<b>241</b>		

<b>第五节 基因表达的调控</b> .....	289	1. 功能基因组学 .....	307
148 1. 原核生物的基因表达调控 .....	290	2. 基因组学基础技术 .....	308
293 2. 真核生物基因表达调控 .....	293	3. 基因组学应用 .....	310
314 思考题.....	296	<b>第三节 蛋白质组学简介</b> .....	311
<b>第 11 章 分子生物学导论</b> ..... <b>299</b>		1. 蛋白质组学定义 .....	311
<b>第一节 分子生物学简介</b> .....	299	2. 蛋白质组学的研究内容 .....	311
1. 分子生物学定义 .....	299	3. 蛋白质组学的研究方法 .....	311
2. 分子生物学的发展历程 .....	299	4. 蛋白质组学的应用 .....	314
3. 分子生物学主要研究内容 .....	300	<b>第四节 代谢组学简介</b> .....	314
4. 基础分子生物学研究方法 .....	301	1. 代谢组学定义 .....	314
5. 分子生物学新兴研究领域 .....	303	2. 代谢组学研究内容 .....	315
<b>第二节 基因组学简介</b> .....	304	3. 代谢组学研究方法 .....	315
1. 基因组学定义 .....	304	4. 代谢组学的应用 .....	315
2. 基因组学研究内容 .....	304	思考题.....	316
3. 结构基因组学 .....	304	<b>参考文献</b> .....	317
602			

# 第1章 绪论——从分子水平理解生命

生物化学(biochemistry)是生物学和化学的交叉边缘学科,就像生物物理学、生物数学等交叉边缘学科一样。这些交叉边缘学科的出现,反映出人类试图从各个方向、不同角度入手,探索和解析生命的奥秘、正确地描述和运用生命活动的不懈努力。

生物化学是从化学的角度研究生物体的生命活动。生物化学研究的内容,可以区分为密切相关的两个大的方面:

1. 研究组成生物体的大、小分子——从生物体中将各种各样大、小分子分离纯化出来,用多种技术手段和方法表征其分子结构特征和物理化学性质,试图理解它们在生物体内所起的作用。近代的物理化学检测技术的发展已经有可能不经分离纯化直接获得生物样品(如:血清、尿液)、乃至整个生物体内相关生物分子的种种信息。

2. 研究生命过程中的代谢反应——从生物样品中的不同分子的变化,了解生命过程中的化学反应,即代谢反应,并进而了解由若干代谢反应前后联系形成的一条条代谢途径,乃至了解整个细胞或整个生物个体内的代谢网络。试图理解各个代谢反应或代谢途径在生命活动中的功能与作用,包括它们相互间的联系和调控。

把生物学与其他几个大学科的交叉所形成的众多边缘科学加以比较,生物化学处在一个很突出的位置。在过去的半个多世纪里,生物化学以其突飞猛进的势头,不但已经发展成为生命科学内部最为庞大、对相关学科影响最为广泛的分支学科,而且已经成为医学、农学、药学、环境科学、化工、发酵工业、食品工业等众多实用学科和工程学科的重要理论支柱。因此,在高等院校里,生物化学课不但在生命学院各个专业的课程体系中是重要的基础课,而且在与上面提及的实用学科和工程学科相关的院校和专业中,生物化学课也通常被列为专业基础课。

## 第一节 生物体的元素组成

### 1. 生物体元素组成的特征

从元素周期表上可以看出(图 1-1),参与生物体组成的元素几乎都集中在周期表的上部。也就是说,经过长期的进化,一些原子序数较小、原子量较轻的元素被选择作为生物体的组成成分。

#### 延伸阅读资料 1-1 地壳和人体的元素组成

有资料显示,地壳表层含量最为丰富的前五位元素,依次为:氧、硅、铝、铁、钙;而人体内含量最为丰富的前六位元素,依次为:氧、碳、氢、氮、钙、磷。人体的元素组成大致反映一般生物体的元素组成。可见,以人体为代表的生物体元素组成和地壳表层元素组成大

1 H															1 H	2 He				
3 Li	4 Be														5 B	6 C	7 N	8 O	9 F	10 Ne
11 Na	12 Mg														13 Al	14 Si	15 P	16 S	17 Cl	18 Ar
19 K	20 Ca	21 Sc	22 Ti	23 V	24 Cr	25 Mn	26 Fe	27 Co	28 Ni	29 Cu	30 Zn	31 Ga	32 Ge	33 As	34 Se	35 Br	36 Kr			
37 Rb	38 Sr	39 Y	40 Zr	41 Nb	42 Mo	43 Tc	44 Ru	45 Rh	46 Pd	47 Ag	48 Cd	49 In	50 Sn	51 Sb	52 Te	53 I	54 Xe			
55 Cs	56 Ba	57 La	72 Hf	73 Ta	74 W	75 Re	76 Os	77 Ir	78 Pt	79 Au	80 Hg	81 Ti	82 Pb	83 Bi	84 Po	85 At	86 Rn			
87 Fr	88 Ra	89 Ac	104 Rf	105 Db	106 Sg	107 Bh	108 Hs	109 Mf	110 Uun	111 Uuu	112 Uub									
<b>镧 系</b>																				
58 Ce																				
<b>锕 系</b>																				
90 Th																				
91 Pa																				
92 U																				
93 Np																				
94 Pu																				
95 Am																				
96 Cm																				
97 Bk																				
98 Cf																				
99 Es																				
100 Fm																				
101 Md																				
102 No																				
103 Lr																				

图 1-1 元素周期表

相径庭。地壳表层含量十分丰富的硅和铝在人体中含量极低(参见表 1-1)。反之,人体中含量十分丰富的碳、氢,在地壳表层含量极少。这说明,起源于地壳表层的生物,对元素组成的选择很严格。

## 2. 常量元素和微量元素

常量元素是指生物体(人体)中含量较多的元素,也就是表 1-1 中左侧所列出的 11 种元素。这 11 种元素的含量以体重(干重)的百分数表示。

表 1-1 人体元素成分

常量元素			微量元素		
元素	体重/%	干重/%	元素	含量 <sup>①</sup> /mg	日推荐摄入量 <sup>①</sup> /mg
C	18.5	61.7	Fe	4500	10~18
H	9.5	5.7	F	2600	0.1~4
O	65	9.3	Zn	2000	3~15
N	3.3	11.0	Si	24	未定
P	1.0	3.3	Se	13	10~200 $\mu$ g
S	0.25	1.0	Mn	12	0.5~5
Na <sup>+</sup>	0.15	0.7	I	11	40~150 $\mu$ g
K <sup>+</sup>	0.4	1.3	Mo	9	0.15~0.5
Mg <sup>2+</sup>	0.05	0.3	Cr	6	10~20 $\mu$ g
Ca <sup>2+</sup>	1.5	5.0	Co	1.1	140~580 $\mu$ g
Cl <sup>-</sup>	0.15	0.7	其他	Ni, Sn, V, Sr, B, Al	

① 对一个标准体重(70kg)成年人而言。

微量元素是指在生物体(人体)中含量极微的一些元素。它们在生物体中的含量用一个标准体重(70kg)成年人体内所含某元素的毫克数表示,更为方便一些。许多微量元素

已被证明为人体健康所必需，人体每日需摄入一定数量，但摄入量过多也会表现毒性。

因为一般生物体总会有 70% 以上的含水量，除去水的分量后，更能突显出生物体组成中碳的重要地位。组成生物体的分子，基本上都是一些含碳化合物的分子。因此，有机化学中有关含碳化合物基团的知识，对于我们学习和理解生物分子很有用。

## 第二节 生化反应的水环境

水生生物，其身体的全部或大部分浸在水中；即使是陆生生物，其体内的生化反应都是在水环境中进行的。所以，水的特性对生命过程影响很大。仔细分析，水分子的结构与性质在好几个方面是很独特的。

### 1. 水分子是极性分子

两个氢原子和一个氧原子之间相结合的共价键并不是在一条直线上的，而是呈 105° 夹角。这就使得水分子成为相当强的极性分子，即氢氧之间共用电子对偏向氧原子核，使得氧这一侧呈负电性  $\delta^-$ ，氢这一侧呈正电性  $\delta^+$ （图 1-2）。

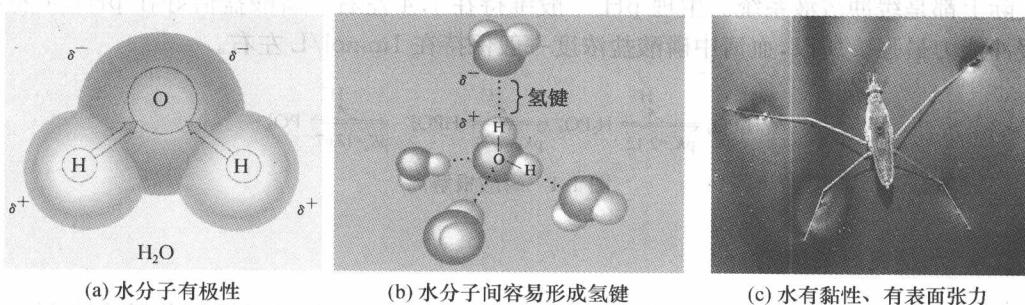


图 1-2 水的特性

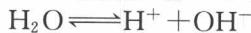
- ①水的比热高，蒸发热高；②水是良好的溶剂；③可以按照在水里的溶解程度把物质划分为：亲水的 (hydrophilic)，疏水的 (hydrophobic)

### 2. 水分子之间相互形成氢键

极性的水分子相互之间有很强的形成氢键的趋势（氢键在后面将会讲到）。0℃水结冰时，每个水分子与周围 4 个水分子共形成 4 个氢键，构成一定的晶格。高于 0℃ 的液态水中，每个水分子与周围水分子平均形成 3.4 个氢键。水分子之间的氢键处在形成与破裂的动态平衡中，使得液态水既有相当的流动性，又有较高的黏度。与此相应，在 4℃ 时，而不是在固态时，水的密度最大。

### 3. 水分子的解离和酸碱度

水分子可以解离成  $H^+$  和  $OH^-$ ：



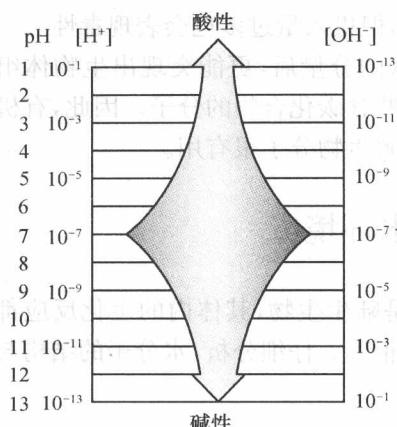


图 1-3 水中氢离子浓度的变化

只是解离的趋势很弱，或者说  $H^+$  和  $OH^-$  合成  $H_2O$  的趋势很强。所以纯水中，氢离子( $H^+$ )和氢氧根离子( $OH^-$ )的浓度均为  $10^{-7} \text{ mol/L}$ 。通常取氢离子浓度的负对数值( $pH = \lg[H^+]^{-1} = 7$ )表示水的酸碱度，则纯水的  $pH$  为 7。

若水溶液中某种分子带有羧基，羧基释放  $H^+$ ，水中氢离子浓度升高，使  $pH$  下降，水溶液便呈酸性。若水溶液中某种分子带有氨基，氨基吸收  $H^+$ ，水中氢离子浓度降低，使  $pH$  上升，水溶液便呈碱性(图 1-3)。

如果向水中加入弱酸盐(如：乙酸钠)便构成缓冲溶液。向缓冲溶液中滴加强酸或强碱，造成的效果要比向纯水中滴加强酸或强碱缓和得多。生命体系中  $pH$  若发生剧烈变化，会使代谢反应急速变更，危害极大。所以，细胞内和体液中的液体，实际上都是缓冲溶液系统。生理  $pH$  一般维持在 7.4 左右。磷酸盐恰好在  $pH$  7.4 左右缓冲能力最强。所以，血清中磷酸盐浓度一般保持在  $1 \text{ mmol/L}$  左右。

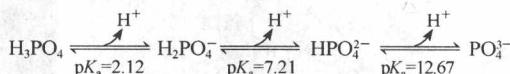


图 1-4 磷酸根解离

#### 4. 水是良好的溶剂

对于由正负离子构成的离子化合物(如： $Na^+ Cl^-$ )，以及对于极性分子来讲(如：乙醇)，水是良好的溶剂。因为极性很强的水分子容易和正离子或负离子，或者和极性分子的带正电性基团或带负电性基团相靠拢，在它们周围围上一圈水分子，使它们均匀地分散在水环境中。

两个分别带有正负电荷的基团之间的静电吸引力，在水中会减弱约 80 倍，这个数值被称为水的介电常数(dielectric constant)。从表 1-2 中可以看出，与其他溶剂相比，水的介电常数是很高的。这反映出水是极性分子的很好的溶剂。许多代谢上起重要作用的生物分子是极性分子。水的良好溶剂性质对生命活动至关重要。

表 1-2 几种溶剂的介电常数(20℃)

溶剂	介电常数	溶剂	介电常数
水	80	乙醚	4.3
甲醇	33	苯	2.3
乙醇	24	环己烷	1.9
丙酮	21.4	氢氟酸	116
氯仿	5.1		

### 第三节 生物分子中的化学键

#### 1. 生物分子中常见的联键方式

既然生物分子都是含碳化合物分子,C、H、O、N是生物分子中最为常见的原子,那么熟悉一下它们之间的各种联键方式,以及相应的基团特征,将方便我们对生物分子的学习。

(1) 碳—碳之间相连,形成生物分子的骨架,通常称为碳架。碳—碳之间可以形成单链或双链;可以是直链,也可以是环状。处于直链中的两个碳之间,若以双键相连,则有顺式和反式的区分。在碳链或碳环中,如果两个双键之间间隔一个单键,称为共轭双键(conjugated double bond)。具有共轭双键的化合物常有活跃的功能。

(2) 除了碳—碳键外,碳与氢的共价键最为常见。处在碳链中间的碳原子,若未与其他原子连接,通常以 $-\text{CH}_2-$ 形式存在。处在碳链末端的碳原子,常常以甲基( $-\text{CH}_3$ )形式存在。

(3) 碳—氧之间共价键,依据氧化程度的不同,依次为:



(alcoholic group) (aldehyde group/ketone group) (carboxyl group)

生物分子中这几种基团十分常见。由醇基和羧基反应而生成酯键(ester bond)也很常见。倒是醚键(ether bond), $\text{R}_3\text{C}-\text{O}-\text{CR}_3$ ,在生物分子中较为少见。由碳和氧组成的吡喃环和呋喃环在单糖分子中十分常见(参见第4章)。

(4) 碳—氮之间共价键,在生物分子中最为常见的是胺基,以及羧基和胺基反应生成的酰胺基。值得注意的是,两个氨基酸分子之间,因羧基和胺基反应所生成的共价键,称为肽键,以表明它是与通常的酰胺基有所不同的另一种共价键,在后面将会讲到。由碳和氮组成的环状结构,种类很多。生物分子中最为常见的有:吡啶环、嘧啶环、嘌呤环等(参见第8章)。

(5) 除了C、H、O、N外,P和S也是生物体中含量较高、功能重要的元素。磷在生物分子中常常以磷酸根形式存在,最常遇到的共价键是磷酸酯键,磷酸二酯键和焦磷酸键。磷的这些共价键在生物体内的能量转换中,起十分重要的作用。硫主要是以硫氢基形式存在,在一定条件下,两个硫氢基之间可脱氢而联成二硫键(disulfide bond)。双硫键在蛋白质高级结构中起很重要作用。

#### 2. 生物分子中的非共价键

以上讲到的化学键都是指共价键(covalent bond)。由一对(或两对、三对)共用电子对维系两个原子之间的连接,称为共价键单键(或双键,三键)。除了共价键外,生物分子中还有非共价键(non-covalent bond),常见的非共价键有四种:离子键(ionic bond),氢键(hydrogen bond),范德华引力(van der Waals force)和疏水键(hydrophobic bond)(表1-3)。

##### (1) 离子键(盐键)

离子键是两个分别带正电荷(positive charge)或负电荷(negative charge)的基团(或

离子)靠近到一定程度,因正负电荷之间的静电引力(electrostatic force)所形成的非共价键,称为离子键。盐(NaCl)晶体依赖离子键使  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  维持在一定的晶格中,显得十分稳定。但是在水溶液环境中,由于呈极性(polar)的水分子(上面已经提到)和其他离子包围在两个正、负离子周围,使得离子键的静电引力大为减弱。

表 1-3 非共价键与共价键比较

化学键的类型	键长/nm	键能/(kJ/mol)
非共价键	离子键 0.25	12~30
	氢键 0.3	13~30
	范德华引力 0.2	4~8
	疏水作用	12~20
共价键	C—H 0.10	414
	C—C 0.15	343
	C—N 0.14	292
	C—O 0.14	351
	S—S 0.21	210

### (2) 氢键

在—OH 或—NH<sub>2</sub> 基团中,由于氧或氮的原子核比氢原子核对共用电子对有更大吸引力,所以氧原子或氮原子与氢原子之间的共用电子对偏向氧原子核或氮原子核,而远离氢原子核,这就使得—OH 或—NH<sub>2</sub> 中的氢原子带有一定的正电性,这样的基团中的氢原子若与另一个基团中带负电性的氧原子(或氮原子)靠近到一定程度,可以发生静电引力,形成氢键。所以氢键通常存在于一个带氢原子的基团,和一个吸引该氢原子的基团之间,前者称为氢键供体(H-bond donor),后者称为氢键受体(H-bond acceptor)。也可以说,通过中间的氢原子把两个基团联在一起(图 1-5)。

参与氢键的原子	键长
O—H···O	0.27nm
O—H···O <sup>-</sup>	0.26nm
O—H···N	0.29nm
N—H···O	0.30nm
N <sup>+</sup> —H···O	0.29nm
N—H···N	0.31nm

图 1-5 氢键

### (3) 范德华力

范德华力包括斥力和引力。范德华力存在于十分靠近的两个相邻原子之间。范德华引力随着两个原子之间距离的接近而增大,呈  $1/r^6$  关系。每种原子都有一定的半径范围,邻近的原子若靠近到进入这个半径范围,便产生斥力,称为范德华斥力。这种因原子种类不同而不同的、足以产生斥力的半径范围称为范德华半径(van der Waals radius)。

当  $r$  达到两个靠近原子的范德华半径之和时,范德华斥力便开始起作用了,这时两个

原子之间的距离称为接触距离(contact distance)。所以,当两个原子靠近到几乎达到接触距离时,范德华吸引力达到最大(图 1-6)。

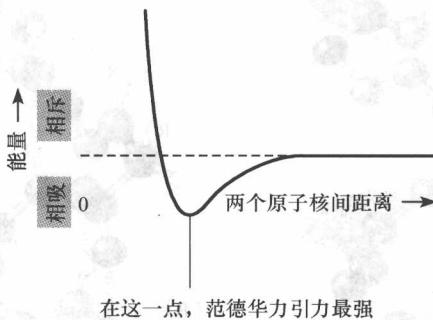


图 1-6 范德华力与两个原子间距离

虽然,范德华引力的数值比较小,如果两个生物大分子之间或一个生物大分子内部有相当多的原子靠近到足以形成范德华引力,这些引力加合在一起,亦很可观。所以范德华引力在生物分子中是一种重要的非共价键。

#### (4) 疏水键

因为水分子是极性分子,极性基团(如: $-\text{OH}$ )在水环境中,会与水分子之间产生引力;而非极性基团,即疏水基团(如: $-\text{CH}_3$ )在水环境中,会受到水分子的排斥。水分子的排斥力将非极性基团“挤”到一起。疏水基团在水环境中表现出来的这种相互靠拢的趋向,被解释为“疏水键”的作用。实际上,也许称为疏水作用(hydrophobic interaction)更为贴切些(图 1-7)。

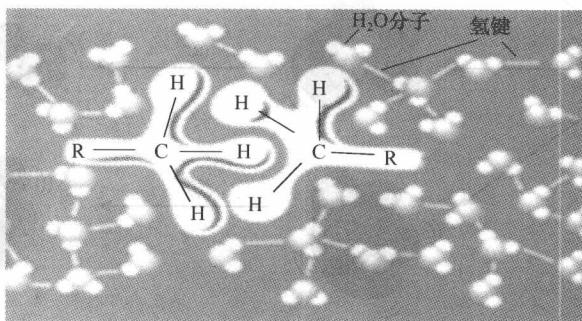
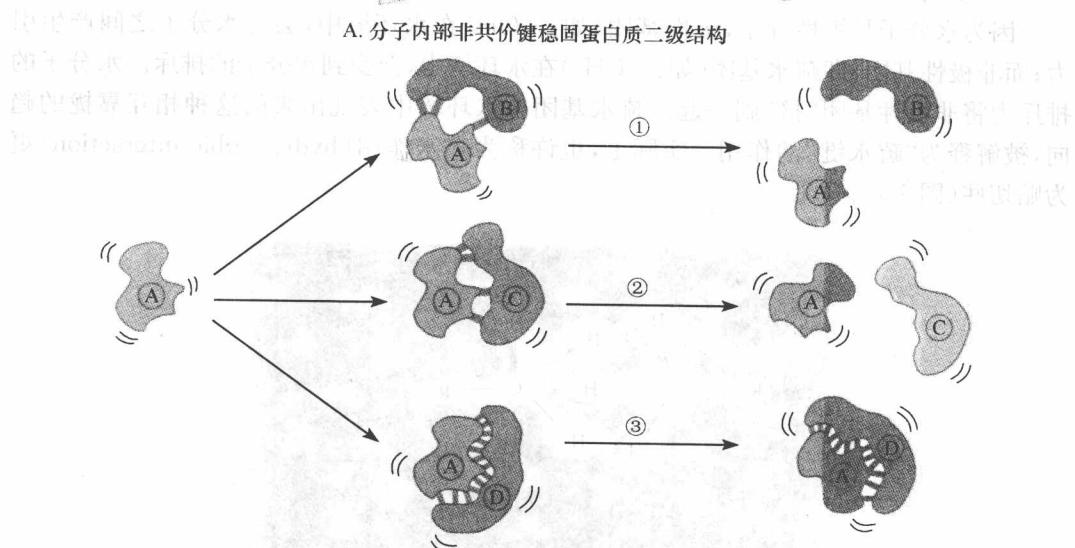
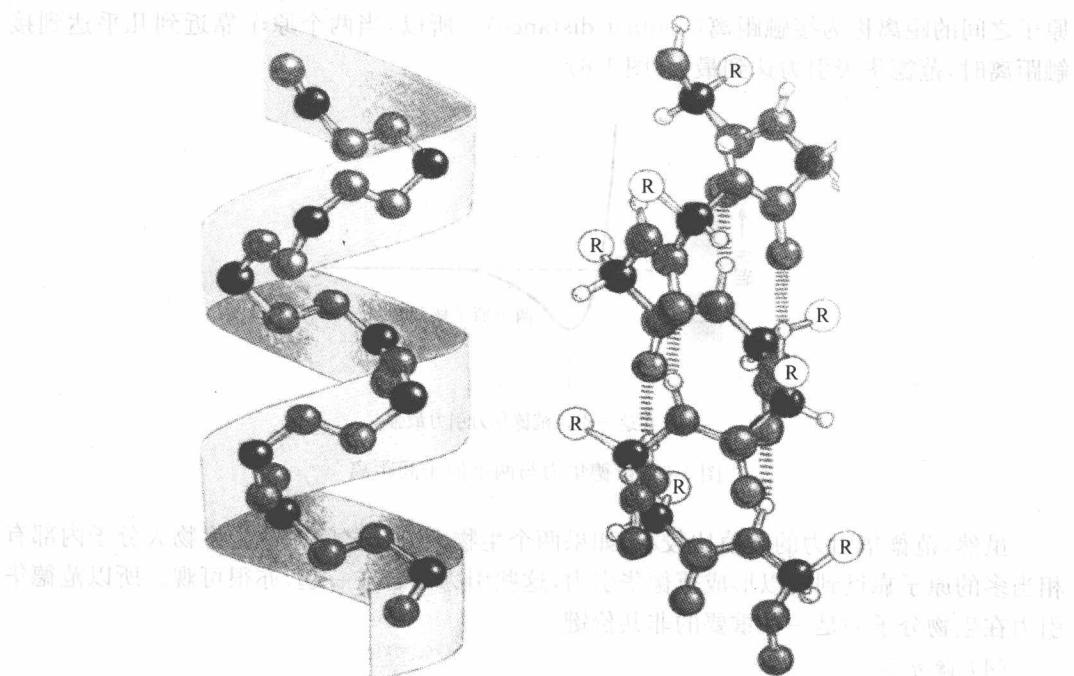


图 1-7 疏水键

非极性分子或基团在极性很强的水分子包围中,受到水分子的排斥,挤在一起,就像是有“键”把它们拉在一起。所以,疏水键又称为“疏水基团间的相互作用”

### 3. 非共价键在生命过程中的重要作用

代谢反应包含着各种生物分子的分解和合成,表现为各种共价键的断裂和形成。与此同时,非共价键在生命活动中也起着极为重要的作用。



D. 非共价键参与细胞信号传导图

图 1-8 非共价键在生命过程中重要作用举例

非共价键的连接通常出现在生物大分子内部,在生物大分子的高级结构和空间构象的维系中起着不可替代的作用。非共价键还存在于生物分子与生物分子之间,常常与生物大分子的外形有关,是不同生物分子相互识别,相互作用,以及生物信号传递中的关键因素(图 1-8)。例如:

(1) 蛋白质、核酸、多糖等生物大分子通常具有分子折叠而形成的高级结构,从而使整个分子呈现特定的空间构型,每个生物大分子的特定高级结构和空间构型决定该分子的生物功能。非共价键是保持生物大分子高级结构稳定的关键因素。

(2) 酶的专一性决定于酶蛋白分子和其特定底物之间在空间构型上的吻合。以非共价键为基础的酶-底物之间的专一结合,是酶催化反应的开端。

(3) 信号分子能够选择性地作用于特定的靶细胞,是因为靶细胞上有其专一的受体。以非共价键为基础的信号分子和专一受体之间的识别和结合,启动了对此信号的一系列胞内反应过程。

## 第四节 生物体的分子组成

### 1. 四大类生物分子

千姿百态的生命世界,在分子组成上表现出极大的同一性,或相似性。尽管各种动、植物和微生物的物种数以百万计,但是组成它们身体、体现生命活动过程的生物分子,其数目和种类却相当有限。例如,一般地,不论是低等简单的细菌,还是高度复杂的人体;作为遗传信息密码的,都使用四种核苷酸,简称 A、T、C、G;构成蛋白质的原材料,主要都是 20 种氨基酸;有限的十几种脂类,成为几乎所有生物细胞的细胞膜的主要成分;结构简单的葡萄糖分子成为大多数生物体共同使用的燃料分子,用以为生命活动提供能量。

这样的同一性或相似性,体现出生物进化的共同历程,因此,人们通过对若干个有代表性的物种(模式生物)的研究,获得对整个生命世界的认识。这本书里将要介绍的所有内容,各种生物分子及其代谢反应,尽管来自不多的几种模式生物——噬菌体、大肠杆菌、酵母、线虫、拟南芥、大鼠、小鼠,等等,然而对大多数生物却是适用的。

表 1-4 生物大分子和生物小分子

生物小分子	生物大分子	复合生物大分子
单糖	多糖	糖蛋白
氨基酸	蛋白质	脂蛋白
核苷酸	核酸	糖脂
脂类		核蛋白

如表 1-4 所示,通常,人们把生物分子归结为四大类:单糖、氨基酸、核苷酸和脂。其中,单糖、氨基酸和核苷酸都有各自的明确的分子结构与组成上的特征,并且,又是用以构成多糖、蛋白质和核酸三大类生物大分子的元件。脂类很杂,无统一的分子结构特征,主要是按溶解性质把它们归成一类。单是脂类分子不能聚合成生物大分子,但是可以参加复合生物大分子的组成。

以大肠杆菌为例(表 1-5),在生物细胞的化学组成中,除去占 60%~70% 的水分外,