

生物化学细胞结构和功能的分子基础



25
L87

65133

生 物 化 学

细胞结构和功能的分子基础

上 册

[美] A. L. 伦宁格 著
任邦哲 卢惠霖 周衍椒 等译

科 学 出 版 社

1981

内 容 简 介

本书介绍了生物化学中重要的基本知识和理论。着重阐述了细胞内能量转移的规律,各种主要代谢的调节机理,细胞各种超微结构在生命活动中的作用,蛋白质的生物合成,蛋白质分子空间构型与生物功能的关系,以及生物特征遗传的分子基础等,并反映了这些领域里的新进展。

全书共分四篇,三十七章。中译本分上下两册出版,上册包括第 I、II 两篇,共二十二章。可供大专院校生物系师生,生物化学、细胞生物学及医学工作者参考。

Albert L. Lehninger

BIOCHEMISTRY

The Molecular Basis of Cell Structure and Function

Worth Publishers Inc., 2nd ed., 1975

生 物 化 学

细胞结构和功能的分子基础

上 册

〔美〕A. L. 伦宁格 著

任邦哲 卢惠霖 周衍椒 等译

责任编辑 姜梦兰 吴铁双

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

*

1981 年 12 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1981 年 12 月第一次印刷 印张: 35

印数: 0001—7,000 字数: 800,000

统一书号: 13031·1702

本社书号: 2326·15-10

定价: 5.35 元

第二版前言

很早就有人说过,要对自己的工作感到愉快,一个人必须适合做此项工作,对它有成功的信心,而且不要为它工作过多。为了急于完成第二版,常有过多的工作需要做,但是,即令是在情绪最低的时候,我的精神也总是由于用过第一版的学生们写来的成百封热情洋溢的信件而受到鼓舞。

我真想把这第二版称作一本全新的教科书;因为几乎每一段都重新写过,而且增加了许多内容。但是我保持了学生们和教师们在第一轮里认为有益的结构和体裁。我也试图把中心放在主要的生化概念和这一鼓舞人心的领域里新发现所产生的影响上面,而不是面面俱到地去考虑细节。

我仍坚信研究生物化学最好是从一套有组织的原则着手而不是从零散的事实与假说着手进行探索。生物化学有它的结构,有一组形成一体的主题,深受遗传控制对蛋白质形状与功能的奇妙的影响支配。这种样式的有组织的原则和它们的含义,其令人信服之处我在称之为“活机体的分子逻辑”的绪论中作了陈述。和第一版一样,本书的其余部分是建立在这篇绪论的基础上。从生物分子的结构和性质开始,推向放出能量过程与需用能量过程的研究,然后以我们旅途的最高峰——遗传信息的复制、转录与翻译来结束。

本书现在的互见条目可以查考到页数而不止是章数。所有酶促反应都平衡了,代谢途径的例证基本上完全了,而且所有酶的名称都包括进去了(我使用的是酶学委员会1972年报告所推荐的酶的名称)。习题完全重新做过,并且比以前更多了。

由于第二版里其它新材料太多了,我只能在此处篇幅提一些最突出的。有更多的地方把生物化学知识应用于人类健康与疾病问题。有“激素作用的生物化学方面”与“哺乳类代谢中器官之间的相互关系”这两个和人类生化特别有关的新章。其中激素章涉及内分泌系统的组织,下丘脑与垂体的关系,以及激素受体和细胞内信使,如环状AMP的功能和其它内容。有关代谢整合的章节包括对以下各方面的叙述:每一器官的代谢特点及各器官之间的代谢相互作用,代谢率,血液对营养紊和气体的运输,肾脏调节尿成分的功能,以及肝和脂肪组织在燃料供应的加工和分配中所起的特殊作用。我还增加了对饥饿与糖尿病的讨论,以表明人类机体在应付危难时是如何调整其代谢的。

在蛋白质和酶的领域中,我详细讨论了蛋白质的构象,蛋白质折叠与伸展的动力学和热力学,以及变构转换时序列的和全或无的模型。还有一个新章讨论蛋白质净化与显示特征的艺术和科学。有关酶的各章也用酶作用的机制和动力学的新资料加以充实,包括双底物反应。我还写了关于维生素和辅酶的一个新章。

本书第四篇是最彻底改写过的部分。关于DNA的那章包括了细菌和病毒基因组的结构新资料,以及包括重叠序列与倒重叠等在内的有关真核染色体的许多新知识。关于DNA复制与转录那一章也作了最新的修订,将近几年的重要新进展包括了进去。关于蛋白质合成和氨基酸密码各章也作了修订。由于细胞生物学这个重要领域有了重大进展,因此关于基因表现的调节这一章受到特别重视。关于形态发生与自我装配的资料,以及

生命起源的资料也都作了重大的修订。

总之，我发现第二版的写作对我自己也是一次生物化学的重新教育。我仅能希望自己也也许为别人稍稍铺平了一点道路。

许多章节经有关领域的专家检阅过，我对他们给予的指正和鼓励非常感激。和以前一样，我将极大的欢迎来自这本新书读者的批评。

Albert L. Lehninger

1975年5月

[任邦哲译]

第一版前言

本书是为那些第一次学习生物化学——也许是他们唯一的生化课程——的学生们写的，不论他们是大学本科生或是研究生还是医科学生。我做这项工作是因为要把我对这个学科近年变化的个人看法传授给学生。生物化学已经不再仅仅是许多有机化合物在生物中的存在和许多酶促反应的目录了。最近几年，随着许多新事实生化已经获得一套组织原则，这些原则使得生化成为一个简单得多而容易了解的领域，与此同时，也成为对生物学中许多重要问题进行分析的更有力的工具。

这是怎么发生的呢？科学研究的每一个领域总是在它发展的某个时候发生深刻的转变，通过少数几个基本概念把一群杂乱无章的事实和假说统一起来结晶成为一个合乎逻辑的模型。实验中的新发现和许多新的见解已经促使生物化学发生了这种转变。新发现和新见解之中有：对细胞内部能量转换原理的认识，主要代谢途径的调节机制；膜、核糖体和细胞的其它超微结构因素在细胞的分子活动中的重要性，以及氨基酸顺序决定蛋白质分子的三维空间构象因而也决定它们的生物功能这个意义深远的结论。关于遗传学的分子基础的新知识，改变了生物科学的一切，有着最深刻的影响。由于这些发展，生物化学现在有了主要的情节，有了主题旋律，就是我在绪论中试图用简单的词句加以表达的。

本书主要涉及细胞水平上的生物化学，在这水平上生物化学的有组织的原理是极为明确显然的。重点是放在那些主要概念上而不是面面俱到地讨论生化的细节。全书共分四大部分：

1. 生物分子
2. 放出能量的过程
3. 需要能量的过程
4. 遗传信息的传递

这四部分又再分成我认为是合乎逻辑进展的各章。每一章对于教师和学生都是一件容易处理的“包裹”，相当于一次讲授或讨论单元的内容。我赞同很多教师的意见，某些生物分子的结构和性质最好是和它们的代谢一道来教。采用此书时这种方式是完全可行的，然而为了方便学生起见我特意将有关各种类型生物分子的结构、化学和发生的材料收集在一节里。我相信这将便于参考，同时又允许使用中有灵活性。

生物化学今天有许多新尖端，在蛋白质合成的调节及其在细胞分化过程中的作用，自我装配与形态发生的分子基础，以及生命起源各章中，我试图概略叙述某些最有希望的领域，这些章可能很快就大大过时了，但希望它们将使学生们对未来的生物化学有所了解。

答 谢

许多人会认为一个作者独立写这么一本全面的生化教科书是一种蛮干，然而我的出版者使得本书有可能获得对所包括的领域研究和(或)教学的许多化学家、生物化学家以及生物学家的批评和建议。每章都经过至少是一个而且常常是几个权威人士阅读和评论。

我深深感谢他们,不仅感谢他们善意的鼓励和往往是应得的尖锐的批评,也感谢那些只有真正的专家才能够表达出来的洞察力和远见。在事实、解释或着重点方面发现错误恐怕在所不免,这些错误自然咎全在我。我将同样极大地感谢从学生们和教师们那里收到的评论、批评、差错的通知,以及关于今后再印刷或新版时能加以改进的意见。

Albert L. Lehninger

Sparks, Maryland.

1973 年 3 月

[任邦哲译 卢惠霖校]

目 录

绪论 活机体的分子逻辑	1
鉴别生活物质的特征	1
生物化学与生命状态	1
生物分子	2
活细胞中的能量转换	4
活细胞中的化学反应	5
细胞内反应的自我调节	6
活机体的自我复制	7

第 I 篇 细胞的分子组成

第一章 生物分子与细胞	10
有机化合物的生物适宜性	10
细胞的分子组织系统	11
原始的生物分子	14
生物分子的专门化与分化	14
生物分子的起源	16
生物分子的适宜性	18
生物分子的大小和形状	18
生物分子、超分子结构与细胞器	21
细胞的结构组织	28
摘要	28
参考文献	29
第二章 水	30
水的物理性质及氢键结合	30
液态水的结构	32
氢键的其它性质	32
水的溶媒性质	33
疏水性相互作用	34
溶质对水性质的影响	35
水的电离作用	36
水的离子积: pH 尺度	37
pH 的测定	39
酸和碱	39

酸碱指示剂	42
缓冲剂	42
水环境对活机体的适宜性	43
摘要	44
参考文献	44
习题	45
第三章 蛋白质及其生物学功能概述	47
蛋白质的组成	47
蛋白质分子的大小	49
蛋白质的构象	50
蛋白质的超分子装配	51
变性	52
蛋白质功能的多样性	52
抗体与免疫反应; 蛋白质的物种特异性	55
多肽链中顺序的异构现象	57
蛋白质中氨基酸顺序的遗传密码	57
突变	58
摘要	59
参考文献	59
第四章 蛋白质的结构单位——氨基酸	60
蛋白质中常见的氨基酸	60
蛋白质中少见的氨基酸	63
非蛋白质氨基酸	64
氨基酸的酸碱性质	66
氨基酸的立体化学	69
吸收光谱	72
氨基酸的化学反应	72
氨基酸混合物的分析	76
摘要	78
参考文献	79
习题	80
第五章 蛋白质: 共价主链与氨基酸顺序	82
肽类的结构	82
非蛋白质来源的肽类	82
肽的酸碱性质	84
肽的光学性质	84
肽的化学性质	85
测定氨基酸顺序的步骤	85
双硫键的断裂及多肽链的分离	86

多肽链的完全水解与氨基酸组成的测定	86
肽的 N-末端残基的鉴定	88
肽的 C-末端残基的鉴定	90
多肽链的部分水解	91
肽的分离和分析	92
肽片段的顺序分析	93
肽段排列次序	94
双硫交联键位置的确定	94
酰胺位置的确定	94
某些肽和蛋白质的氨基酸顺序	94
同系蛋白质在顺序上的种属变化	97
有关的蛋白质的进化	99
基因复制	100
同一种属内氨基酸顺序的突变	100
多肽链的人工合成	102
氨基酸同聚物	105
摘要	105
参考文献	105
习题	106
第六章 蛋白质：三维构象	108
构型和构象	108
纤维状蛋白	109
角蛋白	109
角蛋白的 X 射线分析	109
α -螺旋和 α -角蛋白的结构	111
多肽链的可允许性和不可允许性构象：Ramachandran 图	114
β -角蛋白： β 构象与褶皱片	116
胶原	117
球状蛋白的三级结构	119
球状蛋白的氨基酸顺序对其三级结构的规定作用	123
低聚蛋白的四级结构	126
蛋白质构象的探测	131
三级结构的推测	133
摘要	133
参考文献	134
习题	134
第七章 蛋白质：提纯与鉴定	136
蛋白质在溶液中的行为	136
根据分子大小进行分离的步骤	136

按照溶解度差异进行分离的步骤	139
根据电荷进行分离的步骤	142
用选择性吸附法分离蛋白质	146
根据配体特异性进行分离: 亲和层析	146
蛋白质的提取与纯制	147
蛋白质分子的鉴定	149
亚基数目和分子量的测定: 十二烷基硫酸钠 (SDS)-凝胶电泳	154
摘要	155
参考文献	155
习题	156
第八章 酶: 动力学与抑制	157
酶类的命名与分类	157
酶的辅助因子	159
化学动力学	160
活化自由能和催化剂的效应	162
酶催化反应的动力学: Michaelis-Menten 方程式	163
Michaelis 常数 K_M 和底物常数 K_S	167
Michaelis-Menten 方程式的变换	168
pH 对酶活性的效应	169
温度对酶促反应的效应	169
酶抑制作用	170
不可逆抑制: 酶的修饰	173
有两个或更多底物的酶促反应的动力学	174
酶活性的定量测定	178
酶活性单位	179
酶的纯化	179
酶-底物复合物和共价的酶-底物化合物	180
活细胞中的酶类和底物	181
摘要	182
参考文献	182
习题	183
第九章 酶: 作用机理、结构和调节	186
酶对底物的特异性	186
催化作用必需的功能基团的鉴定	188
与酶催化效率有关的因素	190
酶活性部位上的某些反应机理	198
调节酶	201
变构酶	202
共价调整的调节酶类	209

酶原的共价激活	210
同功酶	211
摘要	212
参考文献	213
第十章 糖类、储存多糖和细胞壁	215
单糖类	215
单糖的立体异构现象	215
变旋现象和 D-葡萄糖的异头形态	217
酸和碱对单糖的作用	220
单糖类的重要衍生物	221
双糖类	227
三糖类	227
单糖类和低聚糖类的鉴定和分析	228
多糖(聚糖)	229
储存多糖	229
结构多糖	232
酸性粘多糖	237
糖蛋白	238
摘要	240
参考文献	241
习题	241
第十一章 脂类、脂蛋白与膜	242
脂类的分类	242
脂肪酸	242
三酰基甘油(甘油三酯)	246
烷基酰基甘油类	249
糖基酰基甘油类	250
磷酸甘油酯类	250
鞘脂类	254
蜡类	258
简单的(非皂化的)脂类	258
前列腺素	261
脂质胶粒, 单层与双层	263
脂蛋白系统	264
血浆的运输脂蛋白类	264
膜	265
摘要	268
参考文献	268
习题	269

第十二章 核苷酸与核酸的共价结构	270
核苷酸的一般结构	270
嘧啶类和嘌呤类	271
核苷类	274
核苷酸类	274
核酸	278
核酸主链的缩写	282
用酸和碱水解核酸	283
核酸的酶水解	283
核酸中核苷酸顺序的分析	284
核酸-蛋白质超分子复合物	287
摘要	290
参考文献	290
习题	291
第十三章 维生素与辅酶	293
维生素的分类	294
硫胺素(维生素 B ₁)与硫胺素焦磷酸酯	294
核黄素(维生素 B ₂)与黄素核苷酸	296
烟酸与吡啶核苷酸类	297
泛酸与辅酶 A	299
维生素 B ₆ 与吡哆醇辅酶	300
生物素与生物胞素	302
叶酸及其辅酶形式	303
硫辛酸	304
维生素 B ₁₂ 与 B ₁₂ 辅酶类	306
维生素 C	307
其它水溶性生长因素	308
脂溶性维生素	309
维生素 A	309
维生素 D	312
维生素 E	313
维生素 K	314
摘要	315
参考文献	316

第 II 篇 分解代谢与磷酸键能的产生

第十四章 代谢途径与能量转移途径: 中间代谢概貌	318
细胞生活所需的碳源和能源	318

碳和氧循环	319
氮循环	319
生物界的能量流动	320
机体和细胞在营养上的相互依存	321
中间代谢的灵活性和经济利用	322
分解代谢和合成代谢	322
多酶体系	323
分解、合成和无定向代谢途径	324
细胞内的能量循环	326
代谢转换: 细胞组分的动态	327
中间代谢的实验研究方法	328
酶和酶系的细胞内区域化	333
代谢途径的细胞调节	334
摘要	335
参考文献	336
习题	336
第十五章 生物能原理与 ATP 循环	338
ATP 循环	338
ATP、ADP 和 AMP 的发现及性质	339
自由能	340
化学反应的标准自由能变化	341
放能和吸能反应	343
生物化学能学中的规定	343
ΔG° 的计算示例	344
标准自由能变化的相加性	344
从生成标准自由能计算 ΔG°	345
磷酸化合物水解的标准自由能	346
ATP 水解的标准自由能	347
ATP 水解时自由能变化的结构基础	349
对 ATP 水解的 ΔG° 有影响的条件	350
磷酸根的转移潜力	351
共同中间产物原理: 偶联反应	351
磷酸根到 ADP 的酶促转移	352
磷酸根从 ATP 到各种受体的转移	355
磷酸根转移的酶促途径	355
酶促反应的标准自由能变化及生物学上的可逆性	356
高能磷酸根的贮存	356
磷酸根通过其它 5'-三磷酸核苷的渠道	357
AMP 及焦磷酸的功用	358

细胞内磷酸根转换的动力学	359
开放系统的能学	359
摘要	360
参考文献	361
习题	361
第十六章 糖酵解	363
发酵和呼吸	363
糖酵解和酒精发酵的平衡表	365
实验史	365
糖酵解的阶段	366
糖酵解第一阶段的酶促步骤	368
糖酵解的第二阶段	372
总平衡表	377
完整细胞中糖酵解的能学	377
其它糖类进入糖酵解序列的通路	379
双糖的进入	381
葡萄糖以外的单糖的进入	381
酒精发酵	382
无氧发酵的其它类型	384
摘要	384
参考文献	384
习题	385
第十七章 三羧酸循环与磷酸葡萄糖酸通路	387
发酵与呼吸的能学	387
呼吸作用的流程	387
三羧酸循环的发现	390
三羧酸循环的酶类在细胞内的部位	392
丙酮酸氧化成乙酰 CoA	392
三羧酸循环的反应	395
三羧酸循环的同位素试验	403
环的无定向性质: 回补反应	405
三羧酸循环的调节	406
乙醛酸循环	406
磷酸葡萄糖酸通路	408
摘要	412
参考文献	413
习题	414
第十八章 氧化还原酶类和电子传递	416
氧化-还原反应	416

电子转移酶的种类	419
需要吡啶的脱氢酶类	419
需要黄素的脱氢酶类和氧化酶类	423
铁-硫蛋白	426
细胞色素类	428
泛醌(辅酶 Q)	430
电子传递途径: 呼吸链	431
电子传递的抑制剂	433
电子传递时的质子交换	434
关于线粒体电子传递链的一些未能肯定的问题	435
✓ 电子传递的能学	435
吡啶核苷酸转氢酶	436
其它膜系统内的电子传递	436
通过加氧酶来利用氧	437
微粒体的电子传递	438
超氧化物歧化酶和过氧化氢酶	439
将氧化-还原能量转化成生物发光	440
摘要	440
参考文献	441
习题	442
第十九章 氧化磷酸化、线粒体结构和呼吸代谢的分隔现象	444
线粒体的结构	444
线粒体内酶的定位	445
内膜的结构组成	448
氧化磷酸化作用	449
氧化磷酸化作用与电子传递的偶联	450
葡萄糖氧化的能量平衡图	451
电子传递速率的受体调节	452
氧化磷酸化作用的解偶联和抑制	454
氧化磷酸化作用的分部反应	455
磷酸化电子传递作用的可逆性	456
亚线粒体系统中的氧化磷酸化作用	456
偶联因子和氧化磷酸化作用的重建	457
氧化磷酸化作用的机制	458
内膜中的代谢物运输系统	463
代谢物运输与电子传递的偶联	465
通过线粒体运输依赖于呼吸作用的 Ca^{2+}	465
电子从外界(胞汁中) NADH 进入线粒体的梭系	467
还原力从线粒体向胞汁的移动	469

糖酵解和呼吸作用的整合：巴斯德效应	469
ATP 系统的能量载荷	471
磷酸化势能	472
摘要	473
参考文献	473
习题	474
第二十章 脂肪酸的氧化	476
脂肪酸的来源	476
脂肪酸氧化的途径	476
脂肪酸氧化循环的概貌	478
脂肪酸氧化中的第一个脱氢步骤	480
水化步骤	481
第二个脱氢步骤	482
裂解步骤	482
平衡表	483
平衡代谢总反应式	483
不饱和脂肪酸的氧化	484
酮体及其氧化	486
奇数碳脂肪酸的氧化和丙酰辅酶A的去向	487
脂肪酸氧化的次要途径	489
摘要	489
参考文献	490
习题	490
第二十一章 氨基酸的氧化降解	491
蛋白质水解作用	491
氨基酸氧化过程图解	492
转氨作用	493
氧化脱氨作用	496
生成乙酰 CoA 的途径	497
α -酮戊二酸途径(精氨酸、组氨酸、谷氨酰胺、谷氨酸和脯氨酸)	504
琥珀酸途径(甲硫氨酸、异亮氨酸和缬氨酸)	506
延胡索酸途径(苯丙氨酸和酪氨酸)	508
草酰乙酸途径(天冬酰胺和天冬氨酸)	508
氨基酸的脱羧作用	508
含氮排泄物的形成	508
尿素循环	509
氨的排泄	512
尿酸的形成	513
摘要	513