

生物科学
生物技术
系 列

ANIMAL BIOLOGY

普通高等教育“十二五”规划教材
精品课程教材

动物生物学

徐润林 项辉 主编



化学工业出版社

普通高等教育“十二五”规划教材
精品课程教材

动物生物学

徐润林 项 辉 主编



化学工业出版社

· 北京 ·

动物学科是一个历史悠久又具有非常广泛应用前景的基础学科，与人类活动的关系极为密切，与自然科学其他领域和人文科学都有着或多或少的联系。本书由四篇 30 章组成，分别从微观和宏观层面上介绍了动物科学的基本知识和最新的研究进展。各篇间相对独立，每章后均附有思考题供读者借鉴。各学校可根据自己的需求，有选择地使用本教材。在动物多样性部分，选择了国际上最新的动物分类体系，以保持与国际接轨的特点。全书后附有较新的参考文献，供有兴趣的读者拓展阅读。

图书在版编目 (CIP) 数据

动物生物学/徐润林, 项辉主编. —北京: 化学工业出版社, 2012. 8
普通高等教育“十二五”规划教材
ISBN 978-7-122-14954-1

I. ①动… II. ①徐…②项… III. ①动物学-教材
IV. ①Q95

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2012) 第 168166 号

责任编辑: 赵玉清、刘 畅
责任校对: 宋 夏

文字编辑: 赵爱萍
装帧设计: 尹琳琳

出版发行: 化学工业出版社 (北京市东城区青年湖南街 13 号 邮政编码 100011)
印 装: 三河市延风印装厂
787mm×1092mm 1/16 印张 22 字数 577 千字 2012 年 10 月北京第 1 版第 1 次印刷

购书咨询: 010-64518888 (传真: 010-64519686) 售后服务: 010-64518899

网 址: <http://www.cip.com.cn>

凡购买本书, 如有缺损质量问题, 本社销售中心负责调换。

定 价: 40.00 元

版权所有 违者必究

前 言

动物学科是一个历史悠久又具有非常广泛应用前景的基础学科，与人类活动的关系极为密切，与自然科学其他领域和人文科学都有着或多或少的联系。在漫长的历史发展过程中，动物学科也出现了很多分支。这些分支分别从宏观和微观层面、从结构到功能的不同角度对动物进行了广泛地研究和探讨。在我国高等院校动物学科的教学上，曾出现过分工很细的阶段，教与学均在一个很小的层面上进行。随着自然科学各分支间的相互交叉，过分强调动物学科内部各分支的做法已远远不能满足人才培养的需要。同时随着高等教育体系的改革，各高校在基础课教学上都做了很多调整，加之课程体系中新知识不断增加，导致动物学科的实际教与学的学时明显压缩。另外，目前对本科生通识教育又需要教与学上的内容拓展。基于这些原因，动物生物学作为动物学科中一个新的分支出现了。

动物生物学是生命科学的重要分支，其内容涉及动物学、动物生理学、动物比较解剖学、组织学、发育生物学、免疫学、保护生物学、动物生态学、动物地理学和动物演化理论等一系列传统动物分支学科，也是生物科学、生物技术、生物工程、农学、林学、植物保护、环境科学、海洋生物学、动物生产、动物医学等专业的重要专业基础课。

本书由四篇 30 章组成，分别从微观和宏观层面上介绍了动物科学的基本知识和最新的研究进展。各篇间相对独立，每章后均附有思考题供读者借鉴。各学校可根据自己的需求，有选择地使用本教材。在动物多样性部分，选择了国际上最新的动物分类体系，以保持与国际接轨的特点。全书后附的参考文献可供有兴趣的读者拓展阅读。

应化学工业出版社之邀，我们组织多位长期从事动物学科教学和研究的专业人士编写了本教材，其中第一篇由李国富副教授、徐润林教授和金建华教授编写、第二篇由徐润林教授和张丹丹副教授编写、第三篇由项辉教授编写、第四篇由张丹丹副教授编写。全书由徐润林教授负责统稿。

在编写过程中，我们尽量做到科学性、实用性、趣味性和前瞻性的统一，目的在于激发学生们学习动物生物学的兴趣，以期取得较好的教学效果。

编写过程中，本书稿先后得到了我校多位动物学科专家们的指导，在读研究生魏南、李亚芳、王超、王恒伟等先后参与了本稿的文字校对工作，杨雨笛女士参与了本书稿中部分插图的绘制和修改工作。对于他们的默默奉献，本人在此深表谢意。

由于编者水平有限，书中不足之处，敬请读者批评指正。

徐润林

2012 年 4 月于广州康乐园

目 录

第一篇 动物的基本结构及其演化	1
1 动物生命活动的化学基础	1
1.1 生物体的物质结构层次	1
1.1.1 元素	1
1.1.2 分子	1
1.1.3 生物大分子	2
1.1.4 超分子复合物	2
1.1.5 细胞器及之上的结构	3
1.2 分子结构的基本概念	3
1.2.1 分子结构及其表示	3
1.2.2 分子结构的决定因素与同分异构	3
1.2.3 对映异构及其构型标识	4
1.2.4 顺反异构	5
1.2.5 分子的模型表示	6
1.3 蛋白质	7
1.3.1 氨基酸	7
1.3.2 蛋白质的结构	11
1.3.3 蛋白质的功能	17
1.4 糖类	19
1.4.1 单糖与二糖	19
1.4.2 多糖及其功能	21
1.4.3 复合多糖及其功能	25
1.5 核酸	25
1.5.1 核苷酸	25
1.5.2 DNA	27
1.5.3 RNA	28
1.6 脂类	29
1.6.1 脂肪酸	29
1.6.2 储存脂	29
1.6.3 膜脂	30
1.6.4 膜脂与生物膜	32
思考题	32
2 动物的细胞、组织、器官和系统	33
2.1 细胞结构	33
2.1.1 细胞膜	33
2.1.2 细胞质	34
2.1.3 细胞核	36
2.1.4 动物细胞周期	37
2.2 细胞的增殖	38
2.2.1 无丝分裂	38
2.2.2 有丝分裂	38
2.2.3 减数分裂	39
2.3 组织	40
2.3.1 上皮组织	41
2.3.2 结缔组织	41
2.3.3 肌肉组织	44
2.3.4 神经组织	46
2.4 器官和系统	48
思考题	48
3 动物的演化	49
3.1 生命的起源与早期演化	49
3.2 后生动物的早期演化	50
3.2.1 瓮安生物群	50
3.2.2 埃迪卡拉生物群	50
3.3 寒武纪生命大爆发	50
3.3.1 小壳化石	51
3.3.2 布尔吉斯型生物群	51
3.3.3 云南澄江生物群	51
3.3.4 贵州凯里生物群	51
3.4 地质时期动物演化的主要阶段	51
3.4.1 无脊椎动物时代	51
3.4.2 鱼类时代	51
3.4.3 两栖动物时代	51
3.4.4 爬行动物时代	51
3.4.5 哺乳动物至人类时代	51
思考题	52
第二篇 动物的多样性与保护：从原生动到动物界	53
4 动物的分类	53
4.1 动物分类的基本知识	53

4.1.1 生物种的基本概念	53	9.2.1 软体动物的基本特征	86
4.1.2 生物种的命名	53	9.2.2 软体动物的主要类群	87
4.1.3 种下的分类	54	9.3 环节动物和软体动物与人类的关系	91
4.2 动物系统学的发展历程	54	思考题	92
4.3 动物的门类	54	10 种类和数量最多的动物类群：节肢动物	93
思考题	55	10.1 节肢动物的基本特征	93
5 原生动物	56	10.2 节肢动物的主要类群	97
5.1 原生动物的基本特征	56	10.2.1 三叶虫亚门	97
5.2 原生动物的主要类群	57	10.2.2 螯肢亚门	97
5.2.1 鞭毛纲	58	10.2.3 甲壳亚门	99
5.2.2 肉足纲	58	10.2.4 多足亚门	102
5.2.3 孢子纲	59	10.2.5 六足亚门	103
5.2.4 纤毛纲	61	10.3 节肢动物与人类的关系	107
5.3 原生动物与人类的关系	64	思考题	108
思考题	64	11 后口动物的出现：棘皮动物	109
6 原始的多细胞动物：多孔动物和刺胞动物	65	11.1 棘皮动物的基本特征	109
6.1 多孔动物	65	11.2 棘皮动物的主要类群	111
6.1.1 多孔动物的基本特征	65	11.2.1 海百合纲	111
6.1.2 多孔动物的主要类群	67	11.2.2 海星纲	111
6.2 刺胞动物	68	11.2.3 蛇尾纲	111
6.2.1 刺胞动物的基本特征	68	11.2.4 海参纲	112
6.2.2 刺胞动物的主要类群	69	11.2.5 海胆纲	112
6.3 多孔动物和刺胞动物与人类的关系	70	11.3 棘皮动物与人类的关系	112
思考题	71	思考题	112
7 三胚层动物的出现：扁形动物	72	12 从无脊椎到脊索动物的过渡：半索动物	113
7.1 扁形动物的基本特征	72	12.1 半索动物的基本特征	113
7.2 扁形动物的主要类群	74	12.2 半索动物的主要类群	113
7.2.1 涡虫纲	74	思考题	113
7.2.2 吸虫纲	74	13 脊索动物	114
7.2.3 绦虫纲	75	13.1 脊索动物的主要特征	114
7.3 扁形动物与人类的关系	76	13.2 脊索动物的主要类群	114
思考题	76	13.3 尾索动物	114
8 原体腔动物的代表：线虫动物	77	13.3.1 尾索动物的基本特征	114
8.1 线虫动物的基本特征	77	13.3.2 尾索动物的主要类群	115
8.2 线虫动物的主要类群	78	13.4 头索动物	116
8.2.1 无尾感器纲	79	13.4.1 头索动物的基本特征	116
8.2.2 胞管肾纲	79	13.4.2 头索动物的主要类群	117
8.3 线虫动物与人类的关系	79	13.5 脊椎动物亚门	117
思考题	80	13.5.1 脊椎动物的基本特征	117
9 真体腔动物的开始：环节动物和软体动物	81	13.5.2 脊椎动物的主要类群	117
9.1 环节动物	81	思考题	118
9.1.1 环节动物的基本特征	81	14 无颌的水生脊椎动物：圆口纲	119
9.1.2 环节动物的主要类群	84	14.1 圆口纲的基本特征	119
9.2 软体动物	85	14.2 圆口纲的主要类群	120
		14.2.1 七鳃鳗目	120

14.2.2 盲鳗目	120	18 适应飞行生活的恒温动物：鸟纲	144
思考题	120	18.1 鸟纲的基本特征	144
15 有颌的水生脊椎动物：鱼类	121	18.2 鸟纲的主要类群	148
15.1 鱼类的基本特征	121	18.2.1 平胸总目	149
15.2 鱼类的主要类群	124	18.2.2 企鹅总目	149
15.2.1 软骨鱼纲	124	18.2.3 突胸总目	149
15.2.2 硬骨鱼纲	125	18.3 鸟类与人类的关系	153
15.3 鱼类与人类的关系	128	思考题	153
思考题	129	19 胎生动物：哺乳纲	154
16 适应于水陆两栖生活的脊椎动物：两栖纲	130	19.1 哺乳纲的基本特征	154
16.1 两栖纲的基本特征	130	19.2 哺乳纲的主要类群	158
16.2 两栖纲的类群	133	19.2.1 原兽亚纲	158
16.2.1 蚓螈目	133	19.2.2 后兽亚纲	158
16.2.2 有尾目	133	19.2.3 真兽亚纲	159
16.2.3 无尾目	134	19.3 哺乳类与人类的关系	163
16.3 两栖类与人类的关系	135	思考题	163
思考题	136	20 动物多样性保护	164
17 羊膜动物的开始：爬行纲	137	20.1 动物保护概述	164
17.1 爬行纲的基本特征	137	20.1.1 动物保护的类别	164
17.2 爬行纲的主要类群	141	20.1.2 动物保护的理论基础	166
17.2.1 无孔亚纲	141	20.2 野生动物的保护	167
17.2.2 双孔亚纲	141	20.2.1 野生动物保护的一般途径	167
17.3 爬行类与人类的关系	143	20.2.2 野生动物保护立法	170
思考题	143	思考题	172
第三篇 动物的结构与功能：比较生理		173	
21 保护、支持和运动	173	思考题	185
21.1 动物机体的屏障：皮肤	173	22 动物的神经系统和感觉器官	186
21.1.1 原生动物	173	22.1 无脊椎动物神经系统	186
21.1.2 无脊椎动物	173	22.1.1 神经网络	186
21.1.3 脊椎动物	173	22.1.2 神经节	186
21.2 骨骼及其支持作用	174	22.1.3 头足类软体动物的脑	187
21.2.1 骨骼的结构及特点	174	22.2 脊椎动物神经系统	188
21.2.2 骨骼的功能	176	22.2.1 外周神经系统	189
21.3 肌肉运动	176	22.2.2 中枢神经系统	190
21.3.1 脊椎动物的骨骼肌纤维	176	22.2.3 脊椎动物脑的演化	191
21.3.2 脊椎动物的快反应和慢反应	177	22.3 神经系统的基本组成	193
21.3.3 肌丝滑动学说	178	22.3.1 细胞组成	193
21.3.4 兴奋收缩耦联	179	22.3.2 神经电活动	195
21.3.5 心肌	181	22.3.3 神经元间的信息传递	198
21.3.6 平滑肌	181	22.3.4 神经系统的整合作用	201
21.4 动物的其他运动形式	182	22.4 躯体和内脏感觉	202
21.4.1 变形运动	182	22.4.1 温度感受器	202
21.4.2 纤毛运动	183	22.4.2 痛感受器	202
21.4.3 肌丝运动	184	22.4.3 机械感受器	203

22.4.4 本体感觉	204	24.4.1 体液与血液	242
22.5 特殊感觉	205	24.4.2 血液的功能与平衡调节	243
22.5.1 光感觉	205	24.4.3 红细胞的凝集与血型	244
22.5.2 声音感觉	209	24.5 气体交换与呼吸色素	245
22.5.3 前庭器官	210	24.5.1 气体交换与运输	245
22.5.4 化学感觉	211	24.5.2 呼吸色素	246
思考题	212	24.6 呼吸器官	246
23 动物的化学信号与内分泌系统	213	24.6.1 鳃：水生动物的呼吸器官	246
23.1 激素作用的机制	214	24.6.2 肺：陆生脊椎动物的呼吸 器官	247
23.1.1 含氮激素的作用机制	215	24.6.3 气管：昆虫的呼吸	248
23.1.2 类固醇激素的作用机制	215	24.7 哺乳动物的呼吸运动	248
23.2 下丘脑与垂体	216	思考题	249
23.2.1 下丘脑与腺垂体的机能联系	217	25 动物营养和消化	250
23.2.2 神经垂体激素	219	25.1 食物与营养	250
23.2.3 腺垂体分泌的激素	220	25.2 摄食	250
23.3 甲状腺与甲状旁腺	221	25.2.1 摄食方式	250
23.3.1 甲状腺激素的生理作用	222	25.2.2 摄食的调节和食性	255
23.3.2 甲状腺机能的调节	223	25.3 消化与吸收	256
23.3.3 降钙素	224	25.3.1 消化道结构的演化	256
23.3.4 甲状旁腺	224	25.3.2 动物的消化方式	256
23.4 肾上腺：髓质与皮质	225	25.4 人的消化吸收	258
23.4.1 肾上腺髓质激素	225	25.4.1 人消化管的结构与神经支配	258
23.4.2 肾上腺皮质激素	225	25.4.2 消化管的运动	260
23.5 胰腺	226	25.4.3 消化液的分泌	262
23.6 性腺：睾丸与卵巢	228	25.4.4 营养物质的吸收	262
23.6.1 睾丸	228	25.4.5 肝脏的机能	263
23.6.2 卵巢	228	思考题	264
23.7 其他激素	229	26 动物的渗透压调节和排泄	265
23.8 无脊椎动物的激素	230	26.1 体液的渗透压	265
23.8.1 外激素	230	26.2 渗透调节	266
23.8.2 昆虫生长、蜕皮和生殖的相关 激素	231	26.2.1 淡水动物的渗透调节	266
思考题	232	26.2.2 海洋动物的渗透调节	267
24 动物的循环和气体交换	233	26.2.3 陆生动物的渗透调节	270
24.1 血液循环的演化	233	26.3 含氮废物的排泄	273
24.2 心肌的结构与机能特性	236	26.3.1 NH_3 的排泄	273
24.2.1 心脏的类型与结构	236	26.3.2 尿酸的排泄	273
24.2.2 自动节律和心率	237	26.3.3 尿素的排泄	273
24.2.3 特殊传导系统	238	26.4 无脊椎动物的排泄	274
24.2.4 心肌细胞的动作电位	238	26.4.1 原始形式	274
24.2.5 心电图	239	26.4.2 吞噬细胞团（肾原细胞）	274
24.3 血管与血流	240	26.4.3 肾管	274
24.3.1 血管的结构和功能	240	26.4.4 体腔管	275
24.3.2 血压	241	26.4.5 肠管	275
24.3.3 微循环与淋巴循环	242	26.5 脊椎动物的排泄	276
24.4 哺乳动物的血液	242	26.5.1 脊椎动物排泄系统的演化	276

26.5.2 哺乳动物的肾脏结构	277	27.7.1 体液免疫应答	292
26.5.3 肾脏的生理功能	277	27.7.2 细胞免疫应答	294
26.5.4 肾脏活动的调节	278	27.7.3 免疫应答的调节	294
思考题	280	27.8 医疗上免疫反应的应用	295
27 动物的防御	281	27.8.1 抗生素能够降低微生物的 繁殖	295
27.1 动物的防御行为	281	27.8.2 免疫的应用	295
27.2 动物免疫系统的演化	282	思考题	296
27.2.1 无脊椎动物的免疫系统	282	28 动物的生殖和发育	297
27.2.2 脊椎动物的免疫系统	284	28.1 动物的生殖细胞	297
27.3 非特异性免疫	285	28.1.1 精子及精子发生	297
27.3.1 细胞杀灭入侵的微生物	286	28.1.2 卵子及卵子发生	299
27.3.2 抗微生物的蛋白杀灭致病原	287	28.2 受精	300
27.3.3 炎症反应	288	28.2.1 卵子的排放及其机制	300
27.3.4 温度反应	289	28.2.2 受精过程	301
27.4 特异性免疫	289	28.2.3 受精的生物学意义	302
27.5 免疫器官	289	28.2.4 受精的条件和因素	302
27.5.1 中枢免疫器官	290	28.3 动物的发育	303
27.5.2 周围免疫器官	290	28.3.1 卵裂	303
27.6 免疫细胞	290	28.3.2 囊胚	304
27.6.1 单核吞噬细胞	290	28.3.3 原肠胚	304
27.6.2 粒细胞	290	28.3.4 胚层分化和器官建成	305
27.6.3 淋巴细胞	291	思考题	306
27.7 免疫应答	291		

第四篇 动物生态与动物地理

29 动物生态与行为	307	思考题	323
29.1 动物的生态	307	30 动物地理	324
29.1.1 生态因子	307	30.1 动物的分布	324
29.1.2 种群	310	30.1.1 栖息地	324
29.1.3 群落	312	30.1.2 分布区	324
29.1.4 生态系统	314	30.1.3 陆地生态地理动物群落	325
29.2 动物行为	316	30.1.4 水域生态地理动物群落	328
29.2.1 行为生理和发育	317	30.2 动物区系分区	329
29.2.2 觅食行为	318	30.2.1 世界陆地动物区系分区	329
29.2.3 生殖行为	318	30.2.2 中国陆地动物区系分区	334
29.2.4 时空行为	320	30.2.3 世界海洋动物区系的划分	338
29.2.5 社会生活与通信	320	思考题	339
29.2.6 学习行为	322		

参考文献

第一篇 动物的基本结构及其演化

1 动物生命活动的化学基础

任何生物体，小如单细胞的草履虫，大如多细胞的大象，都是由大量分子构成的高度复杂而组织有序的系统。构成生物体的分子类别屈指可数，但不同结构的分子数目巨大。这些分子间相互作用所产生的复杂性比人类建造出来的任何机器都要高得多，很难从构成分子的性质去推导出某个生物体的一切生命活动过程。尽管如此，研究构成生物体的分子种类、结构、性质以及这些分子是如何组织成生物体的，仍然是我们理解生命现象和探索生命奥秘的必由之路。

1.1 生物体的物质结构层次

“有机物”（organics）一词的原意是指来自生物体（organism）的物质，并因此将化学分为无机化学和有机化学。当然，现在的有机物并非专指生物体制造的物质，而是指含碳元素但不包括碳酸（氢）盐、碳的氧化物和金属碳化物的一类化合物；并且，任何有机物，包括生物体制造的有机物，都可通过人工合成得到。那么，生物体的构成物质是否都是有机物呢？答案是否定的。尽管有机物是生命物质的主体，但动物呼出的二氧化碳、体内含量最大的成分——水、微量矿质元素等都是无机物。

那么，化学物质是如何构建成一个生物体呢？以人们日常所见的高等动物（如人类自己）为例，化学物质是按照“元素→分子→生物大分子→超分子复合物→细胞器→细胞→组织→器官→系统→个体”这个由简单到复杂的结构层次来组装生物体的。

1.1.1 元素

在元素这个层次上，生物体和非生物体没有区别，同样的元素既可以构成无生命的物体也可以构成生物体。构成生物体的元素是指在生物体中具有生物学功能的元素，并不等同于在生物体中能检测到的元素。因为环境中的元素可以通过各种途径（如动物的饮食等）进入生物体内，但不一定都具有生物学功能，例如，在人体中可检测到的元素多达 50 种以上，而有生物学功能的为 30 种。碳（C）、氢（H）、氧（O）、氮（N）、磷（P）、硫（S）、氯（Cl）、钠（Na）、钾（K）、镁（Mg）和钙（Ca）等元素各自在生物体中的含量达万分之一以上，称为生物体必需的常量或宏量元素（macro elements）。还有一些元素，对生物体的生命活动非常重要，但含量一般在万分之一以下，称为微量元素（trace elements），并且不同的生物类群可能具有不同的微量元素名单。由于人类健康的需要，人体微量元素的研究比较深入，根据世界卫生组织“人类健康、营养与微量元素”（Trace elements in human health and nutrition）的报告，明确具有生物学功能以及可能具有生物学功能的微量元素共有 19 种（表 1-1）。

1.1.2 分子

碳、氢、氧、氮、磷、硫等元素形成了生物体内的主要小分子有机物，包括氨基酸、单

表 1-1 人体的组成元素、含量与主要功能

元 素	含量/%	主要功能		
宏 量 元 素	⁶ C(碳)	18.5	有机分子的骨架	
	¹ H(氢)	9.5	电子载体;水及大多数有机分子的成分	
	⁸ O(氧)	65.0	细胞内氧化的最终电子受体;水的成分	
	⁷ N(氮)	3.3	蛋白质和核酸的成分	
	¹⁵ P(磷)	1.0	核苷酸的成分,核酸的骨架	
	¹⁶ S(硫)	0.3	大多数蛋白的成分	
	¹⁷ Cl(氯)	0.2	细胞外的主要负离子	细胞内外的晶体渗透压、膜电位的主要贡献者
	¹¹ Na(钠)	0.2	细胞外的主要正离子	
	¹⁹ K(钾)	0.4	细胞内的主要正离子	
	²⁰ Ca(钙)	1.5	骨和牙齿的成分;生物信号的传递者	
¹² Mg(镁)	0.1	许多酶的组成成分		
微 量 元 素	⁵³ I(碘)	<0.01	甲状腺素的成分	
	²⁶ Fe(铁)	<0.01	血红素的组成成分	
	³⁰ Zn(锌)	<0.01	一些酶的组成成分	
	²⁹ Cu(铜)	<0.01	许多酶的组成成分	
	⁴² Mo(钼)	<0.01	许多酶的组成成分	
	²⁷ Co(钴)	<0.01	维生素 B ₁₂ 的重要组成部分	
	²⁴ Cr(铬)	<0.01	可协助胰岛素发挥作用	
	³⁴ Se(硒)	<0.01	谷胱甘肽过氧化物酶的组成成分	
	²⁵ Mn(锰)	<0.01		
	¹⁴ Si(硅)	<0.01		
	⁵ B(硼)	<0.01		
	²³ V(钒)	<0.01		
	²⁸ Ni(镍)	<0.01		
	⁹ F(氟)	<0.01	骨骼和牙齿的正常成分	
潜 在 微 量 元 素	⁵⁰ Sn(锡)	<0.01		
	⁸² Pb(铅)	<0.01		
	⁴⁸ Cd(镉)	<0.01		
	⁸⁰ Hg(汞)	<0.01		
	³³ As(砷)	<0.01		
	¹³ Al(铝)	<0.01		

糖、磷酸、嘧啶和嘌呤碱基、脂肪酸、甘油以及它们的衍生物等。在分子这个层次上,生物体已经表现出一些特点,绝大多数情况下,只选择氨基酸和单糖的对映异构体(见 1.2)中的一种作为自己的构成材料。这种选择使得生物体内的化学环境成为一个非对称的环境,它决定了生物体内的绝大多数化学反应受分子立体构型的限制,决定了什么构型的分子具有生物活性或具有较高的生物活性。

1.1.3 生物大分子

氨基酸聚合形成蛋白质,单糖聚合形成多糖,磷酸、碱基、核糖形成核苷酸并进一步聚合形成核酸(DNA或RNA),脂肪酸、甘油再加磷酸或糖等其他化合物形成各种脂。从生物大分子这个层次上来说,构成生物体的主要物质有四大类,即蛋白质、核酸、多糖和脂,其中前三者在有机化学中属于聚合物(polymer)或高分子(macromolecule),在生命科学领域习惯称为生物大分子(biomacromolecule)或生物聚合物(biopolymer)。

1.1.4 超分子复合物

蛋白质、核酸、多糖和脂当中的一种或一种以上可相互作用形成超分子复合物(supramolecular complex),如核糖体(含核酸和蛋白)、生物膜片段(含脂、蛋白和糖)等。之所以划分出这样一个结构层次,是因为超分子复合物往往已表现出某些“生命特征”,如核糖

体和生物膜片段的功能是“试管中的化学”所不具备的，病毒的“生命特征”则更为典型，它也是由核酸和蛋白等构成的超分子复合物。

1.1.5 细胞器及之上的结构

超分子复合物之后的结构层次依次是细胞器、细胞、组织、器官、系统再到一个生物体。有些生物体的最高结构层次就是细胞，属单细胞生物，如大肠杆菌（细菌）、酵母（真菌）、衣藻（原生植物）、草履虫（原生动物）等。对于多细胞的生物，不同演化地位的生物类群，其组织、器官、系统三个结构层次可以全部具有，也可以部分具有。

总之，从简单的化学元素到生物体的组装过程具有多个结构层次，越是高等复杂的生物，结构层次越多越明显。

1.2 分子结构的基本概念

如 1.1.2 所述，从分子这个层次开始，生物体已经表现出了对分子结构的选择性，为了更好地理解这一问题，在描述蛋白质、核酸、糖和脂之前，本节先介绍一些关于分子结构的基本概念。

1.2.1 分子结构及其表示

分子结构是指一个分子的组成原子（基团）通过价键连接和空间排列所形成的几何形象。分子结构有不同的表示方法（图 1-1）。

1.2.2 分子结构的决定因素与同分异构

一个分子的几何形象当然与其组成原子（基团）的性质和数量有关系，但即便在这两个因素确定的情况下，其几何形象仍可能有多种变化；或者说，相同的分子式可以对应多种不同的分子结构，这种现象称为同分异构（isomerism），同分异构的分子互为同分异构体（isomer）。产生同分异构的因素有三个层次（表 1-2）：一是原子（基团）间的连接方式（constitution，构造方式），即哪些原子（基团）间有价键相连以及价键性质（单键、双键、三键等），不同构造方式产生构造异构；二是在构造方式一定的情况下，由价键在空间的排列方式所规定的原子（基团）在空间的排列方式，称为构型（configuration），不同的构型产生构型异构；三是在构造或构型一定的情况下，由单键的旋转引起的单键相连基团在空间的各种排列方式，称为构象（conformation），单键旋转产生的不同构象称为构象异构。构型和构象强调的都是原子（基团）在空间的位置排列，但它们的区别在于改变构型需要断开价键进行原子（基团）的重排连接（不改变构造方式），而改变构象只需要单键的旋转即可。

需要说明的是，对于简单的分子，上述三个因素不一定同时存在；对于复杂的分子，上述三个因素可以同时存在。例如：甲烷（ CH_4 ），它只有一种构造方式，也没有构型异构体和构象异构体，因为无论是断开 C—H 键进行 H 原子的重排连接还是 C—H 键的旋转， CH_4 的正四面体几何形象都没有任何改变；丁烯（ C_4H_8 ）具有 1-丁烯、2-丁烯、异丁烯三种构造方式，其中 2-丁烯的两个甲基与双键的位置关系可有两种不同的方式，即两种不同的构型（参见表 1-2 的顺反异构）；丁烷（ C_4H_{10} ）具有正、异两种构造方式，正丁烷 C_2 — C_3 键的旋转理论上可产生无穷多的构象（见表 1-2 的构象异构）。构象异构对小分子的性质和功

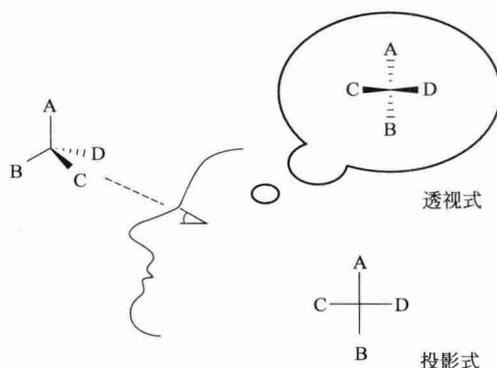


图 1-1 分子结构的表示方法

能影响可以忽略，但构象的变化对于生物大分子的性质和功能则具有非常显著的影响；因此，在谈论某个具体小分子的结构时，主要是指它的构造结构或构型结构。

表 1-2 同分异构体的分类

构造异构(原子或基团间的连接方式不同)	碳架异构	$\text{CH}_3-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3$ $\text{CH}_3-\overset{\text{CH}_3}{\text{C}}-\text{CH}_3$	
	位置异构	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{OH}$ $\text{H}_3\text{C}-\underset{\text{OH}}{\text{C}}-\text{CH}_3$	
	官能团异构	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{OH}$ $\text{H}_3\text{C}-\text{O}-\text{CH}_3$	
	互变异构	$\text{H}_3\text{C}-\underset{\text{O}}{\text{C}}-\text{CH}_3$ $\text{H}_3\text{C}-\underset{\text{OH}}{\text{C}}=\text{CH}_2$	
立体异构(原子或基团间的连接方式相同,但空间的排列不同)	构型异构	顺反异构	
		对映异构	
	构象异构		理论上无穷多构象异构体

1.2.3 对映异构及其构型标识

在图 1-2(a) 中，左手和右手互为镜像关系，只要不把手肢解后再重新组装，无论怎样在空间中摆弄左（右）手都不可能把它变成右（左）手，也就是说我们不可能让左手和右手全方位地重叠在一起（注意：双手合十不是全方位地重叠在一起，从手背到手掌的方向不一样）。同样，左手中的甘油醛和右手中的甘油醛也是互为镜像关系 [费歇尔投影式如图 1-2(b) 所示，规定 CHO 基团在上 CH₂OH 在下]，中间的 sp³ 碳原子连接着四个不同的基团，只要不进行化学键断开再重排连接，我们就不能让左手的甘油醛和右手的甘油醛全方位地重叠在一起，也就是说它们的立体结构是不一样的，是两种不同的甘油醛（想一想，如果 sp³ 碳原子连接的基团有两个以上是一样的结果如何？）。具有图 1-2 所刻画特征的同分异构现象称为对映异构（enantiomerism），一对分子互为对映异构体（enantiomers），也称为手性分子（chiral molecule），中间的 sp³ 碳原子称为手性中心。对映异构体在对称环境（非手性环境）中的物理、化学性质很难区别，但它们可以表现出明显不同的旋光性，即如果一个使偏振光的偏振面向右旋转，那么另一个必然使偏振光的偏振面向左旋转，因此对映异构（体）又称为旋光异构（体）。

那么，具有手性中心的分子与其镜像一定互为对映异构体吗？对于只有 1 个手性中心的分子，正如甘油醛一样，这个结论肯定是正确的；但对于具有 2 个以上手性中心的分子不一定正确。例如酒石酸（2,3-二羟基丁二酸）分子具有 2 个手性中心（碳原子），其可能的结构如图 1-3 所示（为便于说明问题，此处用透视式）。

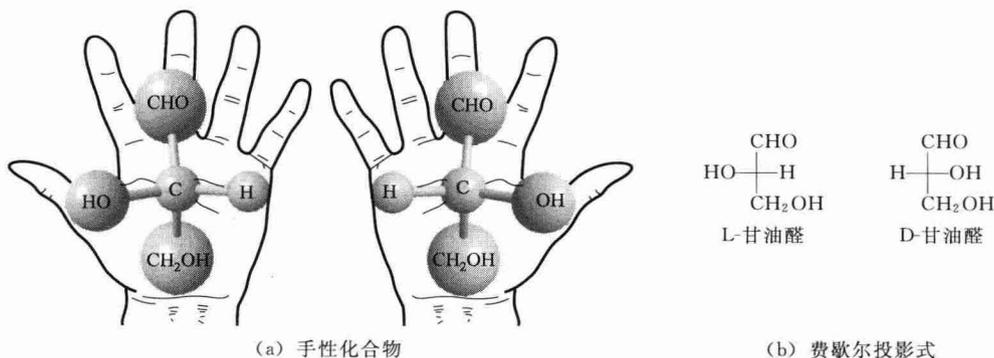


图 1-2 对映异构体与 D/L 标识

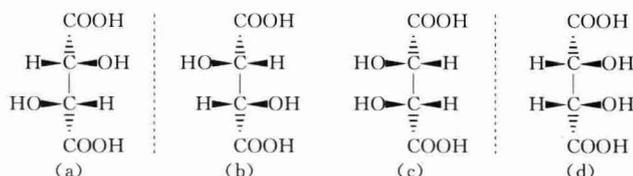


图 1-3 酒石酸的构型异构体

(a) 与 (b) 互为镜像结构；(c) 与 (d) 互为镜像结构

至此，可能会出现一个新的疑问：没有手性中心的分子可以有对映异构体吗？或者对映异构体一定具有手性中心吗？其实没有手性中心的分子也可能存在对映异构体，这样的分子存在手性轴或手性面。

常用的标识 1 对互为对映异构体分子的方法有 R/S 规则和 D/L 规则，但一般用 D/L 规则标识生物体中的对映异构体分子。D/L 规则在旋光物质研究的历史中形成，规定以甘油醛为标准，图 1-2(b) 右边的费歇尔投影式为 D 构型甘油醛，左边的费歇尔投影式为 L 构型甘油醛，其他有手性中心的对映异构体通过与甘油醛进行比较来确定其 D 或 L 构型。涉及对映异构的生物小分子主要是氨基酸和单糖，将它们与甘油醛比较以确定构型的具体规则有所区别。

1.2.4 顺反异构

顺反异构 (cis-trans isomerism) 是由于双键或环结构上的单键不能旋转而产生的一种构型异构 (见表 1-2 的示例)。在生物体的物质中，涉及顺反异构的主要是不饱和脂肪酸，因此，这里只描述与双键有关的顺反异构。如图 1-4 所示，双键上的 2 个碳原子 C1 和 C2 共连接着四个原子 (基团)，是否产生构型异构，分述如下：(1) 当 C1 (或 C2) 连接的两个原子 (基团) 相同时，无论 C2 (或 C1) 连接的 2 个原子 (基团) 是否相同，都不会产生同分异构体 [图 1-4(a)]；(2) 当 C1 和 C2 各自连接的 2 个原子 (基团) 不同，且 C1 连接的原子和 C2 连接的原子有 1 对相同或 2 对相同时，相同的原子 (基团) 在双键的同侧称为顺式 (cis) 构型，反之则称为反式 (trans) 构型 [图 1-4(b)，cis 和 trans 为拉丁语，分别表示同侧和对侧之意]；(3) 当 C1 和 C2 连接的 4 个原子 (基团) 全部不同时，cis/trans 定义失效，要使用 Z/E 构型标识法，即按照 CIP 规则 (见图注) 将 4 个原子 (基团) 进行大小排序，2 个较大的原子 (基团) 在双键的同侧标记为 Z 构型，反之则标记为 E 构型 [图 1-4(c)，Z 为德语 zusammen (在一起) 的首字母，E 为德语 entgegen (在对面) 的首字母]；(4) Z/E 标识方法弥补了 cis/trans 标识方法的不足，有时两种标识完全对应 [如图 1-4(b) 中的 1 是 cis 构型也是 Z 构型，2 是 trans 构型也是 E 构型]，有时两种标识正好相反 [如图 1-4(b) 中的 3 是 cis 构型却是

E 构型, 4 是 *trans* 构型却是 *Z* 构型]。

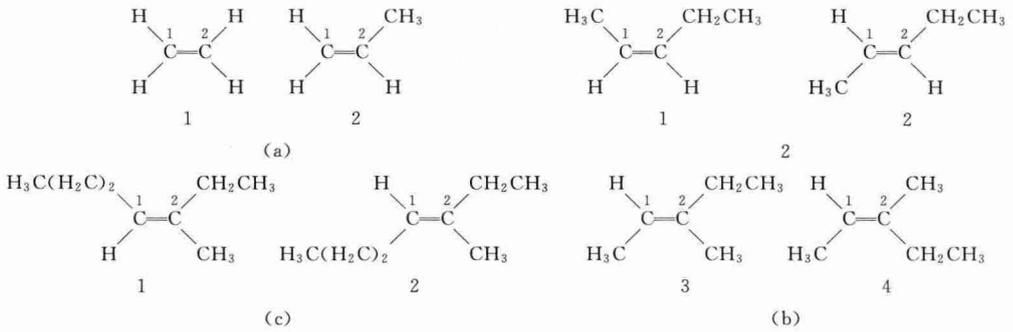


图 1-4 顺反异构

(a) 中的 1、2 分别为乙烯和丙烯；(b) 中的 1、2 分别为顺(*cis*)-2-戊烯和反(*trans*)-2-戊烯，3、4 分别为顺(*cis*)-3-甲基-2-戊烯和反(*trans*)-3-甲基-2-戊烯；(c) 中的 1、2 分别为 *Z*-3-甲基-3-庚烯和 *E*-3-甲基-3-庚烯
 CIP(Cahn-Ingold-Prelog)规则：与双键碳原子直接相连的原子按原子序数排大小(同位素按质量数排大小)；
 原子序数相同时按与此原子相连的其他原子的原子序数排大小，依次类推，直至排除基团顺序；
 基团中有双键或三键时，等同于连接两个或三个相同的原子

1.2.5 分子的模型表示

除用结构式表示分子结构外 [图 1-5(a) 为血红素的结构式]，还可以用分子模型来表示 [图 1-5(b)~(h)]；对于复杂的大分子，直接使用结构式来阐述分子结构及其相关问题不仅非常困难，而且没有必要。常见的分子模型有以下几种。

1.2.5.1 棍棒模型

棍棒模型 (stick model) 中分子只用代表价键的棍棒表示，原子不被显示，可使用有区别的棍棒 (通常为不同的颜色) 表示不同的原子，如结合了氧分子的血红素 [图 1-5(b)]。

1.2.5.2 球棍模型

球棍模型 (ball-and-stick model) 中价键用棍棒表示，原子用球代表，如血红素 [图 1-5(c)]。

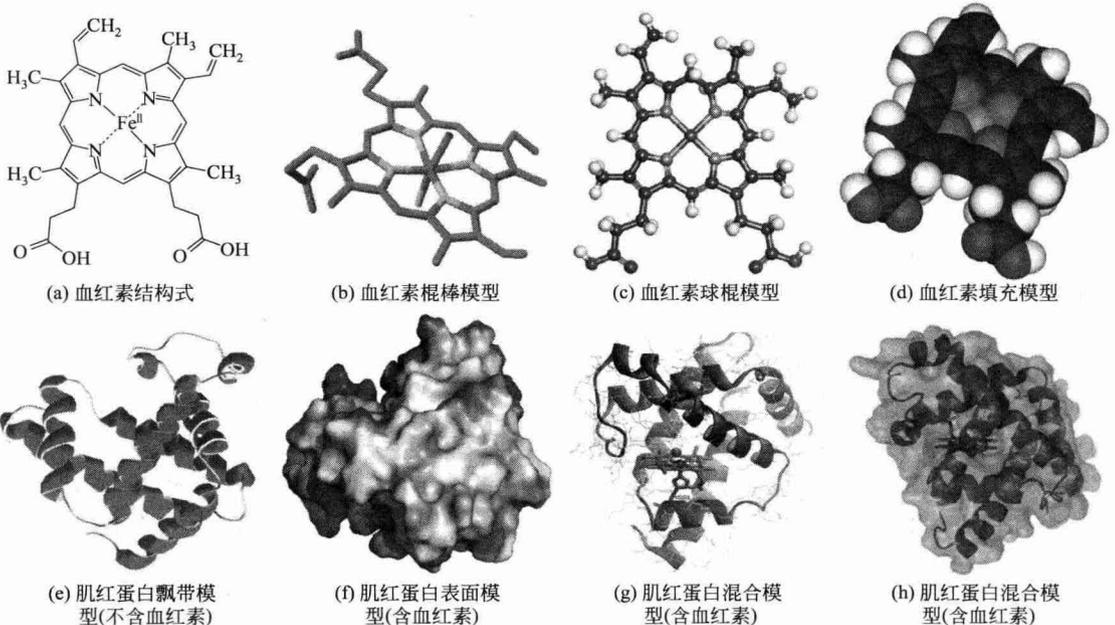


图 1-5 分子结构的模型

1.2.5.3 填充模型

填充模型 (CPK model, Corey-Pauling-Koltun) 中用不同大小 (范德华半径) 的球代表不同的原子, 并且不同颜色的球表示不同的原子, 如血红素 [图 1-5(d)]。

1.2.5.4 飘带模型

飘带模型 (ribbon model) 是生物大分子, 尤其是蛋白质结构表示的常用模型。飘带只表示分子主链及其走向, 不显示单个原子的具体位置, 可以很好地表示蛋白质二级结构的三维排列, 如不含血红素的肌红蛋白 [图 1-5(e)]。

1.2.5.5 表面模型

表面模型 (surface model) 与 CPK 模型类似, 但可显示更多信息, 如分子表面的形貌, 表面空穴、电荷分布 (通常为彩图, 蓝色—负电荷, 红色—正电荷, 白色—中性等), 如含血红素的肌红蛋白 [图 1-5(f)]。

1.2.5.6 混合模型

将不同的模型混合使用以更好地阐述分子的结构、性质及其功能, 如肌红蛋白的混合模型, 很好地展示了肌红蛋白的形貌和血红素的位置 [图 1-5(g)、(h)]。

1.3 蛋白质

蛋白质 (protein)、核酸、糖类和脂类对生物体的重要性, 虽然不能排出它们的绝对座次, 但就目前生命科学的认识水平而言, 当我们考察生命活动的过程时, 绝大多数情况下, 会承认蛋白质是生命活动的主要承担者或执行者。蛋白质由氨基酸聚合而成, 因此也具有酸碱性和等电点。与蛋白质并用的还有一个概念叫“肽” (peptide), 二者的区别是所含氨基酸的数目不同, 一般氨基酸的数目少于 50 者称为寡聚肽, 在 50~100 者称为多肽, 大于 100 者称为蛋白质; 但这几个概念在使用中并不严格, 什么时候用什么概念取决于个人习惯、描述目的和语境等。另外, 许多蛋白质的功能还需要除氨基酸之外的其他基团, 如肌红蛋白和血红蛋白的载氧功能依赖于血红素基团, 因此又可将蛋白质分为简单蛋白 (simple protein) 和结合蛋白 (conjugated protein)。所谓简单蛋白就是只包含氨基酸就能完成功能的蛋白质。所谓结合蛋白就是除氨基酸之外还需要其他基团才能完成功能的蛋白, 这个其他基团称为辅基 (prosthetic group), 去除辅基之后的部分称为脱辅基蛋白 (apoprotein)。不能混淆脱辅基蛋白和简单蛋白, 简单蛋白是有功能的, 脱辅基蛋白已失去了原有的功能。

1.3.1 氨基酸

1.3.1.1 氨基酸的结构特征

氨基酸 (amino acid), 顾名思义, 分子中至少有一个氨基和一个羧基。生物体中的氨基酸主要是 α 氨基酸, 即氨基和羧基连接在碳链的 α 位碳原子上 (图 1-6)。需要注意: 在生物化学中, 氨基酸的羧基和氨基分别以 COO^- 和 NH_3^+ 表示, 是因为在生理 pH 值 (7.0 左右) 条件下, 羧基处于脱质子化状态而氨基处于质子化状态, 也就是说氨基酸结构的这种表示隐含了生理 pH 值这个前提条件。按照 COO^- 对应 CHO 、 NH_3^+ 对应 OH 、R 对应 CH_2OH 的规则。将氨基酸 (图 1-6) 与甘油醛 (图 1-2) 比较可知, 左边的氨基酸为 L 构型, 右边的氨基酸为 D 构型, 它们是一一对映异构体。那么生物体选择了谁呢? 在绝大多数情况下, 生物体选择 L 构型的氨基酸作为组成分子, D 构型的氨基酸只在少数情况, 如细菌细胞壁的肽聚糖和一些抗菌肽中出现。故如无特别说明, 氨基酸一词通常指 L 构型的。

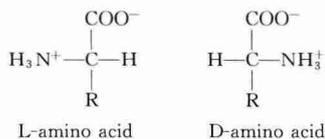


图 1-6 α 氨基酸结构的费歇尔投影通式 (R 表示其他基团)

1.3.1.2 常见的氨基酸

在生物体内的氨基酸可以分为两大类,即标准氨基酸和非标准氨基酸。所谓标准氨基酸,就是在生物合成蛋白质时作为单体被使用的氨基酸,它们都有对应的 tRNA。非标准氨基酸通常是标准氨基酸的衍生物(有些已不是 α 氨基酸,如作为神经递质的 γ 氨基丁酸),它们是在蛋白质和氨基酸的代谢过程中形成的,种类繁多,具有各种各样的重要生物学功能。这里,主要描述的是作为蛋白质合成原料的标准氨基酸。

生物体内的标准氨基酸主要有 20 种(表 1-3)。

表 1-3 常见氨基酸的结构及部分性质

名称 缩写/符号	分子量	pK_a 值			pI 值 等电点	在蛋白中的 平均百分比	$ \begin{array}{c} \text{COO}^- \\ \\ \text{H}_3\text{N}^+ - \text{C} - \text{H} \\ \\ \text{R} \\ \text{L-amino acid} \end{array} $	
		pK_1 —COOH	pK_2 —NH ₃	pK_R R 基团			R 结构	R 性质
甘氨酸 Gly/G	75	2.34	9.60		5.97	7.2	H	非极性
丙氨酸 Ala/A	89	2.34	9.69		6.01	7.8	CH_3	
脯氨酸 Pro/P	115	1.99	10.96		6.48	5.2	$ \begin{array}{c} \text{COO}^- \\ \\ \text{H} \\ \diagup \quad \diagdown \\ \text{C} \\ \diagdown \quad \diagup \\ \text{H}_2\text{N}^+ \quad \text{CH}_2 \\ \quad \\ \text{H}_2\text{C} - \text{CH}_2 \end{array} $	
缬氨酸 Val/V	117	2.32	9.62		5.97	6.6	$ \begin{array}{c} \\ \text{CH} \\ / \quad \backslash \\ \text{H}_3\text{C} \quad \text{CH}_3 \end{array} $	
亮氨酸 Leu/L	131	2.36	9.60		5.98	9.1	$ \begin{array}{c} \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{CH} \\ / \quad \backslash \\ \text{H}_3\text{C} \quad \text{CH}_3 \end{array} $	
异亮氨酸 Ile/I	131	2.36	9.68		6.02	5.3	$ \begin{array}{c} \\ \text{H} - \text{C} - \text{CH}_3 \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{CH}_3 \end{array} $	
甲硫氨酸 Met/M	149	2.28	9.21		5.74	2.3	$ \begin{array}{c} \\ (\text{CH}_2)_2 \\ \\ \text{S} \\ \\ \text{CH}_3 \end{array} $	