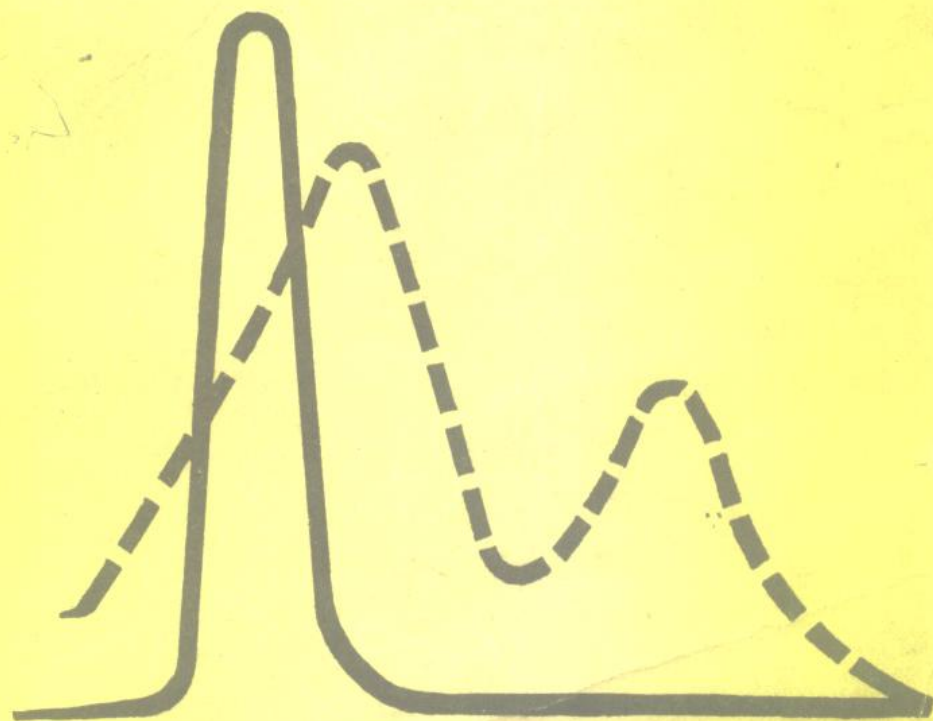


高等学校试用教材

# 生物化学

下 册

沈 同 王镜岩 赵邦悌 主编



高等教育出版社

高等学校试用教材

# 生物化学

下册

沈同 王镜岩 赵邦悌 编著  
李建武 徐长法 朱圣赓 俞梅敏

高等教育出版社

## 内 容 提 要

本书是根据1977年10月教育部在成都召开的高等学校生物学教材会议制订的《生物化学》教材编写大纲写成的。在编写过程中吸收了北京大学生物系多年来《生物化学》教学工作的经验。全书共17章,分上、下两册出版。

本册包括代谢总论、生物氧化、糖代谢、脂类代谢、蛋白质分解及氨基酸代谢、核酸的降解与核苷酸代谢、核酸的生物合成、蛋白质的生物合成、物质代谢的相互联系和调节控制。本书在阐述各种生物化学物质的基本理化特性和生物化学知识的基础上,注意将当代生物化学的最新进展写入有关章节。每章都附有提要和习题,全书附有生物化学大事年表、常用生化名词缩写、生化名词英汉对照、索引等,便于读者学习和查考。

本书是综合性大学、师范院校生化专业的教材,也可供其他专业的大学生及研究生、教师和科技工作者参考。

高等学校试用教材

## 生 物 化 学

下 册

沈 同 王镜岩 赵邦梯 编著  
李建武 徐长法 朱圣庚 俞梅敏

\*

高等教育出版社出版

新华书店上海发行所发行

上海新华印刷厂印装

\*

开本 787×1092 1/16 印张 27.25 字数 630,000

1980年12月第1版 1986年3月第7次印刷

印数 68,001—77,200

书号 13010·0548 定价 3.95 元

## 目 录(下册)

|                       |     |                        |     |
|-----------------------|-----|------------------------|-----|
| <b>第九章 代谢总论</b> ..... | 397 | 二、氧化磷酸化作用和能的产生         | 434 |
| 第一节 什么是新陈代谢           | 397 | 三、氧化磷酸化的解偶联和抑制         | 437 |
| 一、同化作用和异化作用           | 397 | 四、氧化磷酸化的几个局部反应的研究      | 438 |
| 二、中间代谢                | 398 | 五、氧化磷酸化的重组和偶联因素        | 438 |
| 第二节 代谢的研究方法           | 398 | 六、氧化磷酸化作用的机理           | 439 |
| 一、同位素示踪法              | 399 | <b>提要</b>              | 444 |
| 二、体内试验和体外试验           | 400 | <b>习题</b>              | 446 |
| 三、抗代谢物、酶抑制剂的应用        | 400 | <b>主要参考书</b>           | 447 |
| <b>习题</b>             | 403 | <b>第十一章 糖代谢</b> .....  | 448 |
| <b>第十章 生物氧化</b> ..... | 404 | 第一节 糖类的消化和吸收           | 448 |
| 第一节 引言                | 404 | 第二节 糖类的中间代谢            | 449 |
| 第二节 氧化-还原电势           | 404 | 一、酵解和发酵                | 450 |
| 一、氧化-还原电势             | 405 | 二、磷酸己糖旁路               | 457 |
| 二、生物体中某些重要的氧化-还原电势    | 407 | 三、糖原的合成和分解             | 461 |
| 第三节 能的性质              | 408 | 四、糖醛酸途径                | 463 |
| 一、化学能的转化              | 409 | 五、三羧酸循环                | 464 |
| 二、自由能                 | 409 | 六、糖异生作用                | 473 |
| 三、有关生物化学能量学中的一些规定     | 413 | 第三节 糖代谢的调节             | 474 |
| 四、电势和自由能的关系           | 414 | 一、调节血糖水平的化学和物理机理       | 475 |
| 第四节 高能磷酸化合物           | 414 | 二、神经系统对血糖浓度的直接控制       | 475 |
| 一、高能磷酸化化合物的概念         | 414 | 三、激素对于血糖调节机理的间接控制      | 475 |
| 二、高能磷酸化化合物的类型         | 414 | 第四节 糖代谢的紊乱             | 476 |
| 三、ATP 的特殊作用           | 417 | 一、先天性糖代谢异常             | 476 |
| 四、测定 ATP 水解的标准自由能变化   | 418 | 二、低血糖症                 | 478 |
| 第五节 呼吸链               | 419 | 三、高血糖及糖尿病              | 478 |
| 一、呼吸链的概念              | 419 | 第五节 光合作用               | 480 |
| 二、呼吸链概念的建立过程          | 419 | 一、光反应                  | 480 |
| 三、呼吸链电子传递的顺序          | 419 | 二、暗反应                  | 483 |
| 四、电子传递的抑制剂            | 421 | <b>提要</b>              | 485 |
| 五、呼吸链的其它类型            | 423 | <b>习题</b>              | 487 |
| 第六节 与呼吸链有关的酶和传递体      | 423 | <b>主要参考书</b>           | 487 |
| 一、烟酰胺脱氢酶类             | 423 | <b>第十二章 脂类代谢</b> ..... | 489 |
| 二、黄素脱氢酶类和氧化酶类         | 425 | 第一节 脂类在机体内的消化、吸收和储存    | 489 |
| 三、铁-硫蛋白类              | 426 | 第二节 脂类的中间代谢            | 489 |
| 四、细胞色素类               | 427 | 一、油脂的代谢                | 489 |
| 五、辅酶 Q                | 429 | 二、磷酸甘油酯的代谢             | 512 |
| 第七节 氧化磷酸化作用           | 430 | 三、甾类化合物的代谢             | 521 |
| 一、线粒体的结构              | 430 | 第三节 脂类代谢的调节及紊乱         | 527 |

|                         |     |
|-------------------------|-----|
| 一、脂类代谢的调节               | 527 |
| 二、脂类代谢的紊乱               | 528 |
| 提要                      | 530 |
| 习题                      | 532 |
| 主要参考书                   | 532 |
| <b>第十三章 蛋白质分解及氨基酸代谢</b> | 533 |
| 第一节 蛋白质的水解              | 533 |
| 第二节 氨基酸的脱氨基作用           | 534 |
| 一、氧化脱氨基作用               | 534 |
| 二、氨基酸的非氧化脱氨基作用          | 537 |
| 三、氨基酸的脱酰胺基作用            | 538 |
| 第三节 氨基酸的转氨基作用           | 538 |
| 一、一般反应                  | 538 |
| 二、转氨酶                   | 539 |
| 三、磷酸吡哆醛的作用              | 541 |
| 第四节 联合脱氨基作用             | 542 |
| 第五节 氨基酸的脱羧基作用           | 543 |
| 第六节 氨基酸碳骨架的氧化途径         | 544 |
| 一、形成乙酰辅酶A的途径            | 545 |
| 二、 $\alpha$ -酮戊二酸途径     | 553 |
| 三、琥珀酰辅酶A途径              | 555 |
| 四、延胡索酸途径                | 559 |
| 五、草酰乙酸途径                | 559 |
| 第七节 含氮排泄物的形成            | 559 |
| 一、尿素的形成——尿素循环           | 560 |
| 二、氨的排泄                  | 563 |
| 三、尿酸的形成                 | 564 |
| 第八节 氨基酸的生物合成            | 564 |
| 一、非必需氨基酸                | 564 |
| 二、半胱氨酸和蛋氨酸中有机硫的来源       | 568 |
| 三、必需氨基酸的生物合成            | 572 |
| 四、芳香族氨基酸的生物合成           | 579 |
| 第九节 氨基酸生物合成的调节控制        | 581 |
| 第十节 氨基酸与一碳单位            | 583 |
| 一、一碳单位的概念               | 583 |
| 二、一碳单位的生物学意义            | 584 |
| 三、一碳单位的转移和四氢叶酸          | 584 |
| 四、一碳单位和氨基酸代谢            | 584 |
| 第十一节 氨基酸与生物活性物质         | 585 |
| 一、肽类                    | 586 |
| 二、肌酸和磷酸肌酸               | 588 |
| 三、5-羟色胺和吲哚乙酸            | 588 |
| 四、肾上腺素、去甲肾上腺素、多巴及多巴胺    | 588 |

|                        |     |
|------------------------|-----|
| 五、组胺                   | 589 |
| 六、多胺                   | 589 |
| 七、卟啉                   | 590 |
| <b>第十二节 自然界氮的形成和利用</b> | 592 |
| 一、氮循环                  | 592 |
| 二、氨化作用                 | 592 |
| 三、生物固氮作用               | 592 |
| 四、固氮生物的类型              | 592 |
| 提要                     | 595 |
| 习题                     | 597 |
| 主要参考书                  | 597 |

## 第十四章 核酸的降解与核苷酸代谢 599

|                 |     |
|-----------------|-----|
| 第一节 核酸和核苷酸的分解代谢 | 599 |
| 一、核酸的解聚作用       | 599 |
| 二、核苷酸的降解        | 600 |
| 三、嘌呤的分解         | 600 |
| 四、嘧啶的分解         | 602 |
| 第二节 核苷酸的生物合成    | 604 |
| 一、嘌呤核糖核苷酸的合成    | 604 |
| 二、嘧啶核糖核苷酸的合成    | 610 |
| 三、脱氧核糖核苷酸的合成    | 613 |
| 第三节 辅酶核苷酸的生物合成  | 616 |
| 一、烟酰胺核苷酸的合成     | 616 |
| 二、黄素核苷酸的合成      | 617 |
| 三、辅酶A的合成        | 617 |
| 提要              | 619 |
| 习题              | 619 |
| 主要参考书           | 620 |

## 第十五章 核酸的生物合成 621

|                   |     |
|-------------------|-----|
| 第一节 DNA 的复制       | 621 |
| 一、DNA的半保留复制       | 621 |
| 二、DNA的酶促合成        | 624 |
| 三、DNA聚合反应有关的酶     | 626 |
| 四、DNA的复制过程        | 632 |
| 五、DNA复制的调控机理      | 636 |
| 第二节 DNA 的损伤及修复    | 637 |
| 一、光复活             | 637 |
| 二、切除修复            | 637 |
| 三、重组修复            | 639 |
| 第三节 在RNA指导下DNA的合成 | 640 |
| 一、逆转录酶的发现         | 640 |
| 二、逆转录酶的作用机理       | 641 |

|                            |     |                        |     |
|----------------------------|-----|------------------------|-----|
| 三、逆转录的生物学意义.....           | 641 | 八、线粒体中蛋白质的合成.....      | 685 |
| 第四节 在DNA指导下RNA的合成.....     | 642 | 第四节 突变的分子基础.....       | 686 |
| 一、核糖核酸的酶促合成.....           | 642 | 一、转换.....              | 686 |
| 二、RNA聚合酶.....              | 644 | 二、颠换.....              | 688 |
| 三、DNA的转录过程.....            | 645 | 三、插入.....              | 688 |
| 四、转录后核糖核酸链的加工过程.....       | 646 | 四、缺失.....              | 688 |
| 五、转录过程的调节控制.....           | 648 | 提要.....                | 689 |
| 第五节 RNA的复制.....            | 652 | 习题.....                | 690 |
| 第六节 核酸生物合成的抑制物.....        | 655 | 主要参考书.....             | 690 |
| 一、嘌呤和嘧啶类似物.....            | 655 | 第十七章 物质代谢的相            |     |
| 二、DNA模板功能的抑制物.....         | 657 | 互联系和调节控制.....          | 691 |
| 三、核酸聚合酶的抑制物.....           | 659 | 第一节 物质代谢的相互联系.....     | 691 |
| 提要.....                    | 659 | 一、糖代谢与蛋白质代谢的相互关系.....  | 691 |
| 习题.....                    | 661 | 二、脂类代谢与蛋白质代谢的相互联系..... | 691 |
| 主要参考书.....                 | 662 | 三、糖代谢与脂类代谢的相互联系.....   | 692 |
| 第十六章 蛋白质生物合成.....          | 663 | 四、核酸代谢与糖、脂肪及蛋白质        |     |
| 第一节 遗传密码.....              | 664 | 代谢的相互联系.....           | 692 |
| 一、密码单位.....                | 664 | 第二节 细胞代谢的调节和控制.....    | 694 |
| 二、遗传密码的基本特点.....           | 667 | 一、细胞膜结构和酶的空间分布.....    | 694 |
| 三、基因组中遗传密码的编制.....         | 668 | 二、酶促反应的反馈抑制和激活.....    | 696 |
| 第二节 核糖体.....               | 670 | 三、连锁代谢反应中酶的连续激活.....   | 699 |
| 一、核糖体是细胞内进行蛋白质生物合成的部位..... | 670 | 四、酶合成的诱导和阻遏.....       | 702 |
| 二、核糖体的结构.....              | 670 | 提要.....                | 705 |
| 三、多核糖体.....                | 672 | 习题.....                | 706 |
| 第三节 蛋白质合成的机理.....          | 674 | 主要参考书.....             | 706 |
| 一、氨酰-tRNA的合成(氨基酸的活化).....  | 674 | 生物化学方面的主要期刊.....       | 707 |
| 二、肽链合成的起始.....             | 677 | 生物化学大事年表.....          | 709 |
| 三、肽链的延伸.....               | 678 | 常用生化名词缩写.....          | 714 |
| 四、肽链合成的终止及释放.....          | 682 | 生化名词英汉对照.....          | 721 |
| 五、肽链合成后的加工处理.....          | 683 | 索引.....                | 788 |
| 六、蛋白质合成所需的能量.....          | 684 |                        |     |
| 七、蛋白质生物合成的抑制剂.....         | 684 |                        |     |

## 第九章 代谢总论

我们为了叙述的方便,把生物化学的基本内容分为生物体的化学组成和生物体的新陈代谢两部分。这两部分并不是绝然分开的。例如,生物体的新陈代谢必然要涉及到酶和辅酶;又例如,生物体的化学组成中介绍了核酸的结构和功能,必然要涉及到蛋白质的生物合成等等。习惯上称做“静态生化”和“动态生化”,实际上都是叙述生命物质的运动状态。“静态”生化,主要讨论生命物质在分离提纯条件下的运动;而“动态”生化,主要讨论生命物质在生物体内的运动;二者的差别,只能有相对的意义。二者都是物质运动,则是绝对的。运动是物质的存在方式,无论何时何地都不可能存在没有运动的物质。

### 第一节 什么是新陈代谢

生命是蛋白体的存在方式,这个存在方式的基本因素在于和它周围的外部自然界的不断的新陈代谢,而且这种新陈代谢一停止,生命就随之停止,结果便是蛋白质的分解。

人体和动物机体从环境中取得氧气、水和食物,又把二氧化碳、水和其他排泄物排出到环境中去。

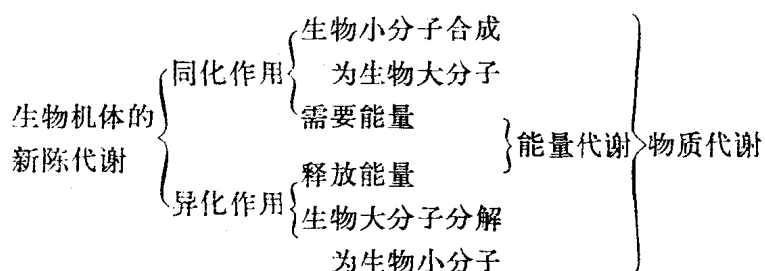
绿色植物从环境中取得二氧化碳和水,并利用太阳能,通过光合作用,合成机体的糖,并放出氧气。又从环境中取得氮、磷、钾等盐类,合成糖、脂类、蛋白质和核酸等等。绿色植物和动物一样,进行呼吸作用,从环境中取得氧气,排出水和二氧化碳等到环境中去。

微生物的生活方式是多种多样的,有的是自养的,有的是异养的,但是微生物也和它们周围的环境进行不断的物质交换。

#### 一、同化作用和异化作用

生物机体的新陈代谢可以区分为同化作用和异化作用两个不同方向的代谢变化。生物机体从环境中取得物质,转化为体内的新的物质,这个过程称为同化作用。生物机体内的旧有物质,转化为环境中的物质。这个过程称为异化作用。生物机体的新陈代谢又可以区分为物质代谢和能量代谢两个方面。蛋白质、核酸、糖、脂类等物质的代谢变化称为物质代谢。生物机体内机械能、化学能、热能以及光、电等能量的相互转化和代谢变化称为能量代谢。物质代谢和能量代谢是密切联系在一起的,并且和同化作用和异化作用也是联系着的。而同化作用和异化作用是对立的统一,组成生物机体的新陈代谢过程。举例说明如下:生物机体从环境中经过不同途径获得生物小分子氨基酸,在体内合成为生物大分子蛋白质,这是同化作用,这是需要能量的物质代谢。又例如,大分子糖原在生物机体体内分解为小分子葡萄糖,最后分解为丙酮酸,进一步分解为二氧化碳和水,这是异化作用,这是释放能量的物质代谢。

同化作用和异化作用,物质代谢和能量代谢,它们相互间的联系,可以用一个图解表明如下:



同化作用和异化作用的矛盾运动推动着生物机体的发展。生物机体的发展包含两个内容,即生物机体的个体发育(生物发生)和生物机体的系统发育(生物进化)。在生物机体的发展过程中,生物大分子起着极为重要的作用。生物机体在和它周围的自然环境的不断交换过程中得到发展,而这个发展的内因,可以从蛋白质和核酸的结构功能中去深入揭露。

## 二、中间代谢

生物机体的同化作用和异化作用都包含着一连串的中间代谢反应。这就是说,生物小分子的合成为生物大分子,和生物大分子的分解为生物小分子,都是逐步进行的,是由许多中间代谢反应组成的。能量的释放和能量的供应也是逐步进行的,也是由许多中间代谢反应组成的。研究中间代谢,也就是研究新陈代谢的化学途径。我们不但要研究每个中间代谢反应,而且要研究它们之间的相互联系和相互制约,从中找出规律性东西,并运用这些从自然中揭发出来的规律来认识自然和改造自然。例如,人们对于中间代谢的认识,促进了临床医学和工业发酵的发展;后者也推动了前者的发展。

## 第二节 代谢的研究方法

代谢研究方法的选择,要考虑研究的对象和所要解决的问题。研究的对象可以是动物、植物、微生物或病毒。脊椎动物代谢有神经体液调节问题;绿色植物代谢有光合作用、矿质营养和根系吸收等问题。微生物和病毒的代谢,由于研究对象的微小和比较便于进行研究,微生物生化的进展就比较快。至于所谋求解决的代谢问题,也可以是多种多样的。可以是某一类生命物质的分解和合成;可以是各类物质间的相互联系和相互制约;也可以是和感应、运动、营养、生长、生殖、遗传、进化相联系的代谢问题等等。

对于生物机体的处理,可以有不同的水平和不同的方法。我们可以对生物机体的整体进行观察和实验研究,也可以利用离体的器官、组织切片和组织匀浆进行实验研究。就是单细胞的微生物,我们也可以利用超声波破碎,或利用细菌磨破碎,并结合冰冻差速离心的办法,制备细胞器或酶溶液进行实验研究。

代谢研究方法可以就一些曾用方法列举如下: 1、组织的分析; 2、排泄物的分析; 3、呼吸气体的分析; 4、切除内分泌腺的实验研究; 5、离体活器官的灌注; 6、利用瓦氏呼吸器研究组织切片或微生物的呼吸作用; 7、酶系统的分离提纯研究; 8、利用毒物对酶系统抑制的研究; 9、遗传代谢病的研究; 10、抗代谢物的应用; 11、同位素的利用等等。在这些方法中,利用同位素作为

标记元素进行代谢的追踪研究,乃是一个最常用、最有效的代谢研究方法。

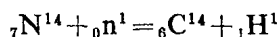
### 一、同位素示踪法

同位素是指原子序数相同,在元素周期表上的地位相同,因而化学性质相同,但质量不同的元素;它们是质子数目相同而中子数目不相同的原子。这种元素就叫做某元素的同位素。大多数元素都是由若干种天然同位素以一定比例混合而成的,例如氧中就有氧 16,氧 17 和氧 18,按照下列比例混合而成:

|                           |          |
|---------------------------|----------|
| ${}_8\text{O}^{16}$ ..... | 99.7587% |
| ${}_8\text{O}^{17}$ ..... | 0.0374%  |
| ${}_8\text{O}^{18}$ ..... | 0.2039%  |

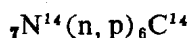
氧 17 和氧 18 都是氧 16 的自然的同位素,也就是稳定的同位素。此外,重氢(氘)是氢的天然同位素,重氮( ${}_7\text{N}^{15}$ )是氮( ${}_7\text{N}^{14}$ )的天然同位素,这些都是稳定的同位素。至于放射性同位素,就不是稳定的,对于所有元素,都能用人工方法,得到它们的放射性同位素。我们列举一些例子如下:

例一,放射性碳 14( ${}_6\text{C}^{14}$ )



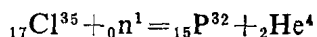
以上反应表明:用中子( ${}_0\text{n}^1$ )轰击氮 14( ${}_7\text{N}^{14}$ ),得到质子(p,即 ${}_1\text{H}^1$ )和放射性碳 14( ${}_6\text{C}^{14}$ )。在这个反应式的两边,质子数目的和是相等的,为 $7+0=6+1$ ;原子量的和也是相等的,为 $14+1=14+1$ 。

上面的反应式可以简化为:



简化反应式表明由氮 14( ${}_7\text{N}^{14}$ )可获得放射性碳 14( ${}_6\text{C}^{14}$ ),条件是用中子( $\text{n}={}_0\text{n}^1$ )轰击,并产生质子( $\text{p}={}_1\text{H}^1$ )。

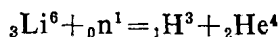
例二,放射性磷 32( ${}_{15}\text{P}^{32}$ )



简化反应式:  ${}_{17}\text{Cl}^{35}(\text{n}, \alpha){}_{15}\text{P}^{32}$

简化反应式表明由氯 35( ${}_{17}\text{Cl}^{35}$ )可获得放射性磷 32( ${}_{15}\text{P}^{32}$ ),条件是用中子轰击,并产生 $\alpha$ 粒子( $\alpha$ 粒子=氦核( ${}_2\text{He}^4$ ))

例三,放射性氢 3,即氚( ${}_1\text{H}^3$ )



简化反应式:  ${}_3\text{Li}^6(\text{n}, \alpha){}_1\text{H}^3$

简化反应式表明由锂 6( ${}_3\text{Li}^6$ )可获得氢 3( ${}_1\text{H}^3$ ),条件是用中子轰击,并产生 $\alpha$ 粒子(即氦核,  ${}_2\text{He}^4$ )。

现在把生物化学中常用的同位素,列一简表如下(表 9-1)。

用于生化试验的含有同位素的代谢物,也就是用同位素标记的代谢物,例如,含重氢的脂肪酸,含重氮的氨基酸,以及含放射性磷或放射性碳及氘的核苷酸或磷酸葡萄糖等等,它们的化学性质和生理功能和不含同位素的同一代谢物完全相同。这些同位素的代谢物进入生物机体后,它们的代谢程序与不含同位素的正常代谢物质完全相同。换言之,在代谢反应上我们可将含

表 9-1 常用同位素表

| 同 位 素              | 符 号                                 | 自然界中含量% | 放射线形式     | 半 寿 期                  |
|--------------------|-------------------------------------|---------|-----------|------------------------|
| 重氢(氘)              | ${}_1\text{H}^2$ 或 ${}_1\text{D}^2$ | 0.015   |           |                        |
| 氢 <sup>3</sup> (氚) | ${}_1\text{H}^3$ 或 ${}_1\text{T}^3$ |         | $\beta^-$ | 12.26 年                |
| 碳 14               | ${}_6\text{C}^{14}$                 |         | $\beta^-$ | 5730 年                 |
| 重氮(氮 15)           | ${}_7\text{N}^{15}$                 | 0.37    |           | ·                      |
| 磷 32               | ${}_{15}\text{P}^{32}$              |         | $\beta^-$ | 14.3 天                 |
| 硫 34               | ${}_{16}\text{S}^{34}$              | 4.22    |           |                        |
| 碘 131              | ${}_{53}\text{I}^{131}$             |         | $\beta^-$ | 8.070<br>$\pm 0.009$ 天 |

同位素的物质看作一种正常的代谢物,但因它们具有特殊的物理性质,所以用物理方法可以追踪它们在生物体内的去向,并探寻它们所转化的代谢产物。

例如用含碳 14( ${}_6\text{C}^{14}$ )的甘氨酸饲养大鼠,数日后杀死,然后用物理方法探知大鼠的肝糖原含有放射性碳 14。这就证明了甘氨酸能够在大鼠的肝脏内转化为糖原。又例如用含磷 32( ${}_{15}\text{P}^{32}$ )的核糖核酸,在离体情况下,使它和相应的脱氧核糖核酸单链进行杂交,这样就有可能了解它们之间碱基配对的情况。这是利用同位素示踪法,进行核酸转录的一种研究方法。

关于放射性的测量,盖革计数管、闪烁计数器等脉冲探测仪器的原理和使用,可参考中国科学院原子能研究所编的《放射性同位素应用知识》(科学出版社,1959)。

关于稳定同位素在代谢上的应用,可参考舒氏的《动物机体组成的动态》(R. Schoenheimer, 1941, The Dynamic State of Body Constituents)一书,这是最早应用重氢、重氮标记脂肪酸和氨基酸,研究动物代谢的专著。

## 二、体内试验和体外试验

生物机体的代谢研究,可以分为体内试验和体外试验两大类。文献上通常使用“in vivo”表示“活体内”,和“in vitro”表示活体外,或试管内。就生活着的生物体进行代谢的科学试验,称为体内试验,或活体试验(in vivo)。在人造的条件下,在试管内,进行代谢的科学试验,称为体外试验,或试管试验(in vitro)。例如,在特制的花房内对玉米整个植物进行代谢的科学试验,这是体内试验,活体试验。将分离的叶绿体,在试管条件下进行代谢的科学试验,这是体外试验、试管试验。又例如,利用重氮作为标记元素,追踪大肠杆菌中脱氧核糖核酸的复制,这是体内试验、活体试验。倘若利用制备好的脱氧核糖核酸聚合酶,在试管内进行脱氧核糖核苷三磷酸,在脱氧核糖核酸的引子存在时,聚合为脱氧核糖核酸,这是酶促合成脱氧核糖核酸的体外试验,试管试验。

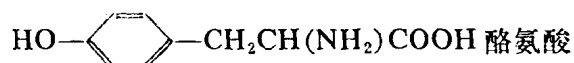
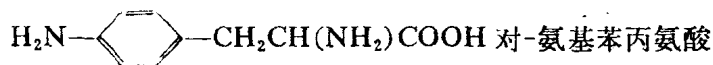
## 三、抗代谢物、酶抑制剂的应用

中间代谢是在酶作用下进行的不同代谢物的转化。为了发现和搞清楚这些中间代谢反应,可以在离体的条件下,使用抗代谢物和酶的抑制剂来阻抑、改变这些反应,观察这些反应被抑制或改变以后的结果,从而推测中间代谢的情况。

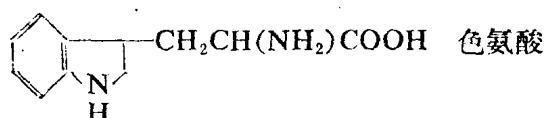
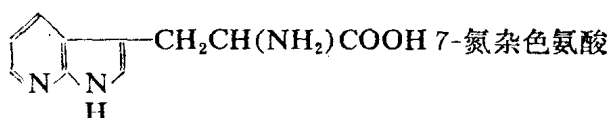
抗代谢物(antimetabolite)都是与代谢物在化学结构上的类似物(analogue)。它们在代谢反应中跟正常的代谢物相拮抗,以减少正常代谢物参加反应的机会,从而影响正常代谢。因此抗代谢物亦称拮抗物(antagonist)。下面是一些代谢物的类似物或抗代谢物的例子:

### 1. 氨基酸类似物三例

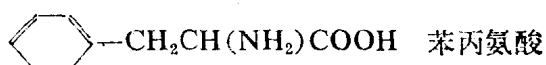
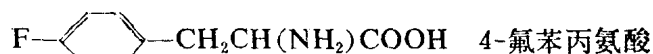
#### (1) 对-氨基苯丙氨酸为酪氨酸的拮抗物:



#### (2) 7-氮杂色氨酸为色氨酸的拮抗物:

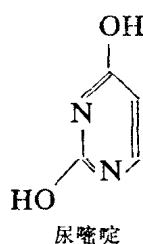
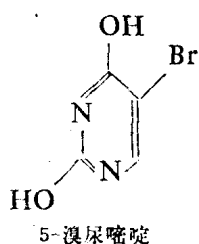


#### (3) 4-氟苯丙氨酸为苯丙氨酸的拮抗物:

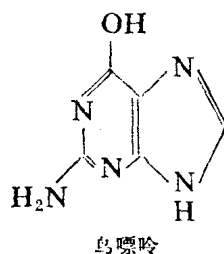
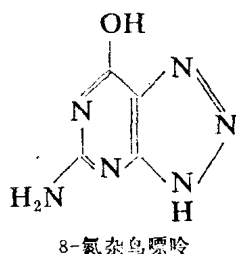


### 2. 嘌呤和嘧啶类似物四例

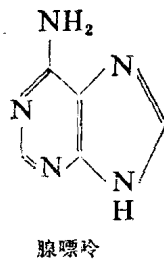
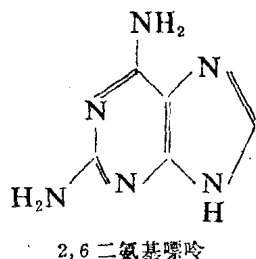
#### (1) 5-溴尿嘧啶为尿嘧啶拮抗物:



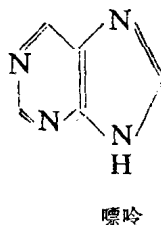
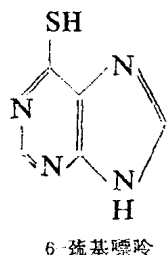
#### (2) 8-氮杂鸟嘌呤为鸟嘌呤的拮抗物:



#### (3) 2,6-二氨基嘌呤为腺嘌呤拮抗物:



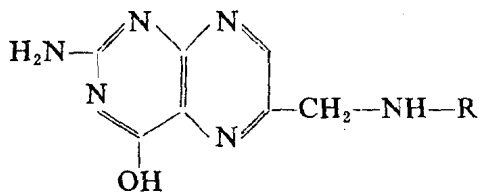
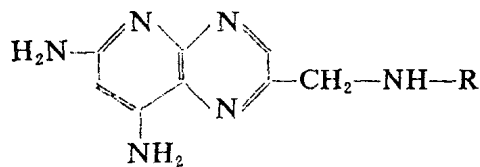
(4) 6-巯基嘌呤为嘌呤的拮抗物:



6-巯基嘌呤干扰机体内嘌呤化合物间的相互转化, 抑制辅酶 I 的生物合成。它是治疗肿瘤的一种药物, 用于治疗白血病。

### 3. 维生素类似物二例

(1) 氨基蝶呤为叶酸的拮抗物:



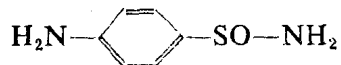
(R=苯甲酰谷氨酸)

氨基蝶呤

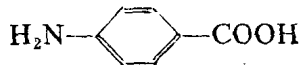
叶酸

氨基蝶呤用于治疗白血病。

(2) 对-氨基苯磺酰胺为对氨基苯甲酸的拮抗物:



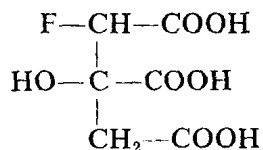
(磺胺类药物为消炎药)



对-氨基苯甲酸

### 4. 酶抑制剂二例

(1) 氟柠檬酸抑制(顺)乌头酸酶:



(2) 草酰胺控制心脏乳酸脱氢酶。



草酰胺(与丙酮酸相拮抗)

此外,在整体实验动物的代谢研究方面,也可应用药物来造成异常的实验动物,进行代谢研究。例如,用根皮苷毒害犬的肾小管,使不能再吸收葡萄糖。又例如,用四氧嘧啶毒害犬的胰岛,使不能产生胰岛素。使用上述两种方法造成的异常动物都是实验性糖尿病所常用的研究对象。

## 习 题

1. 生物机体的新陈代谢和无机界的新陈代谢有什么区别?生物机体的新陈代谢和生命活动有什么联系?
2. 比较中间代谢的各种研究方法,并说明同位素示踪法的优越性。
3. 什么是抗代谢物。举例说明它们在科学试验及医药实践中的应用。

(沈 同)

## 第十章 生物氧化

### 第一节 引言

一切生物都需要依靠能量维持生存,生物体所需的能量一般来自于体内糖、脂肪、蛋白质等有机物的氧化作用。生物体内的氧化作用和体外的燃烧在化学本质上虽然相同(最终产物都是二氧化碳和水,所放出的能量也完全相等),但是二者所进行的方式却大不相同。

糖、脂肪、蛋白质等有机物在生物体内彻底氧化之前,总是先进行分解代谢。它们的分解代谢途径是复杂而又不相同的(将在有关章节中介绍),但它们在彻底氧化为水和 $\text{CO}_2$ 时,都有一段相同的过程。本章所侧重讨论的即是各类有机物在细胞内氧化时所共同经历的一段终端氧化过程。

生物氧化(biological oxidation)又称为“细胞氧化”(cellular oxidation)或“细胞呼吸”(cellular respiration)。有时也称“组织呼吸”(tissue respiration)。

生物氧化的特点是:

第一,有机物在体外燃烧需要高温,同时产生大量的光和热;生物氧化是在体温条件下,在酶的催化下,经过一系列连续的化学反应逐步氧化,并逐步分次地放出能量。这样所产生的能量,既不会突然使体温上升损坏机体,又可以使放出的能量得到最有效的利用。

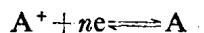
第二,生物氧化过程产生的能量,通常都先贮存在一些特殊的高能化合物中,主要是腺三磷(ATP),通过腺三磷再供给机体的需能反应,因此,腺三磷相当于生物体内的能量“转运站”。

### 第二节 氧化-还原电势

为了较深刻地了解生物氧化作用,有必要先复习一下氧化-还原电势(oxidation-reduction potentials)的概念。

氧化-还原反应(oxidation-reduction reaction)包括一个矛盾的两个方面,一方面是一物质(还原剂)失去电子,本身被氧化,另一方面是另一物质(氧化剂)得到电子,本身被还原。换言之,氧化-还原反应是电子从还原剂(reductant)转移到氧化剂(oxidant)的过程。

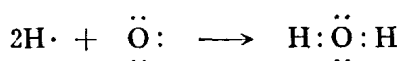
氧化-还原反应往往是可逆的,一物质失去电子后成为氧化型,氧化型再得到电子又成为还原型。这样的体系常称为氧化-还原体系(oxidation-reduction system),习惯上将反应按以下的方式书写:



其中 $\text{A}^+$ 为氧化型, $\text{A}$ 为还原型。 $e$ 为电子, $n$ 为转移电子的数目。

氧化-还原反应还可作更广义地理解:一物质的电子占有程度降低即是氧化,升高即是还

原。例如在



的反应中,氢原子从完全占有一个电子变为和氧以共价的方式共同占有这一电子,而氧原子比氢原子在更大的程度上占有电子,因此氢原子被氧化而氧原子被还原。

### 一、氧化-还原电势

在容器 A 和 B 中分别放入硫酸锌和硫酸铜溶液,如图 10-1 所示。在盛有硫酸锌的容器放入锌片,在盛有硫酸铜的溶液放入铜片,两个容器用盐桥连接起来,盐桥内装有饱和氯化钾溶液和琼脂作成的凝胶。如果用导线将两片金属连接起来,中间串联一检流计,则检流计的指针会立即向一方偏转。这说明有电流通过,同时锌片开始溶解,而铜片上有铜沉积上去。这是因为

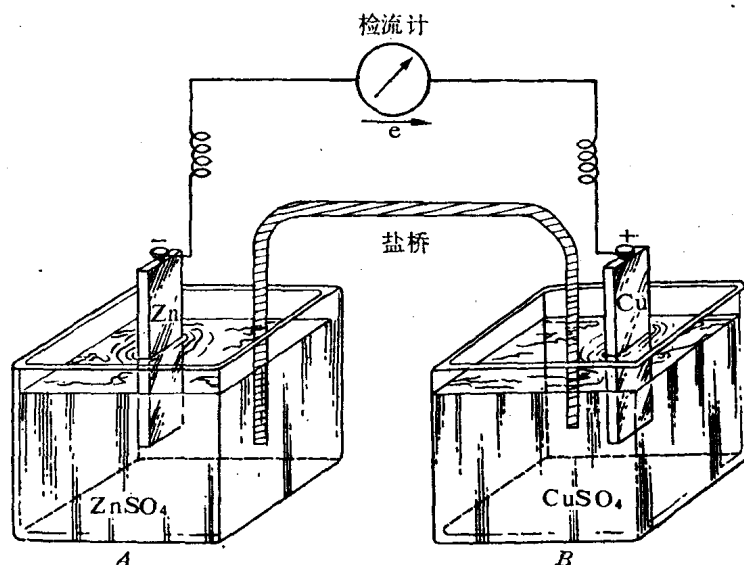
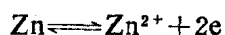
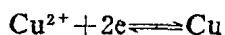


图 10-1 化学电池示意图

锌失掉了两个电子形成锌离子:



$\text{Zn}^{2+}$  离子进入溶液中,而电子留在锌片上。锌片上因有过多的电子而成为负极。电子从负极经过导线流向铜片,在铜片附近铜离子获得电子后变成金属铜:



金属铜沉积在铜片上,故铜为正极。

通过盐桥,阴离子  $\text{SO}_4^{2-}$  和  $\text{Cl}^-$  向锌盐溶液移动;阳离子  $\text{Zn}^{2+}$  和  $\text{K}^+$  向铜盐溶液移动,使锌盐溶液和铜盐溶液保持电中性。这种使化学能变为电能的装置称为化学电池又叫原电池。由锌极和铜极组成的原电池称为铜锌原电池。这里锌原子失去电子,本身被氧化。电子由锌极流向铜极, $\text{Cu}^{2+}$  离子获得电子,本身被还原。在氧化-还原反应中,如果反应物的组成原子或离子失去电子,则该物质称为还原剂;如果反应物的组成原子或离子得到电子,则该反应物称为氧化剂。以上事实还可做如下的概括和分析:当把金属片 M 放入它的盐溶液时,一方面金属 M 表面的

一些原子有一种把电子留在金属片上,而自身以离子  $M^{n+}$  的形式进入溶液的倾向(金属越活泼,溶液越稀,这种倾向越大);另一方面盐溶液中的  $M^{n+}$  离子又有一种从金属M表面获得电子而沉积在金属表面上的倾向(金属越不活泼,溶液越浓,这种倾向越大)。这两种倾向达到平衡时的反应式如下:



若失去电子的倾向大于获得电子的倾向,结果是金属离子进入溶液,使金属片上带负电,靠近金属片附近的溶液带正电。在金属片和盐溶液之间产生了电势。这就是电极势 (electrode potential)。若金属失电子的倾向小于它的离子获得电子的倾向,在金属和盐溶液之间也产生电势,只是金属片带正电,靠近金属片附近的溶液带负电。金属的电极势除同金属本身的性质和金属离子在溶液中的浓度有关外,还与温度有关。在  $25^{\circ}\text{C}$  时,金属同该金属离子浓度(活度)为一重量克分子浓度时,所产生的电势,称为该金属的标准电极势。测定一个单独电极对一个溶液的电势是不可能的,但是却有可能选择一种电极作为标准,人为地给它确定一个数值,其它电极同它比较,便可测得彼此之间的相对值。这种作为参考的标准电极就是标准氢电极。它是一个镀有铂粉的铂电极,在一大气压的氢气压力下,浸于氢离子有效浓度(活度)为1的溶液中而组成的。当进行比较时还需固定金属离子的浓度为  $1\text{m}$ ,有气体参加时,气体的压力为一大气压和温度为  $25^{\circ}\text{C}$ 。将待测的电极与标准氢电极连接起来组成原电池即可进行测定。两个电极的电势差即是原电池的电动势(potential)可用电位计测得。电极的正、负可用直流电压表测得。发生氧化作用的电极其电子压高于氢电极,为负极,用“-”号表示。发生还原作用的电极,其电子压低于氢电极,为正极,用“+”号表示。如果将锌电极与氢电极构成原电池,则氢电极为正极,锌电极为负极。如果将铜电极与氢电极构成原电池,则氢电极为负极,铜电极为正极。将标准氢电极的电势规定为零( $E_{\text{H}^{+}/\text{H}_2}^{\circ}=0$ ),原电池的电动势与电极势的关系可用下式表示:

$$\Delta E = E_{\text{正极}}^{\circ} - E_{\text{负极}}^{\circ}$$

式中  $\Delta E$  代表原电池的电动势,  $E_{\text{正极}}^{\circ}$  和  $E_{\text{负极}}^{\circ}$  分别代表原电池正极和负极的电极势。根据以上公式即可计算出  $E_{\text{Zn}^{2+}/\text{Zn}}^{\circ}$  值。

经测量,氢锌电池的电动势  $\Delta E = 0.763$  伏,则

$$0.763 = \Delta E = E_{\text{H}^{+}/\text{H}_2}^{\circ} - E_{\text{Zn}^{2+}/\text{Zn}}^{\circ}$$

因  $E_{\text{H}^{+}/\text{H}_2}^{\circ} = 0$  所以

$$E_{\text{Zn}^{2+}/\text{Zn}}^{\circ} = -0.763 \text{ 伏}$$

同法测得铜氢电池的电动势为  $0.34$  伏,铜是正极,氢是负极则

$$0.34 = \Delta E = E_{\text{Cu}^{2+}/\text{Cu}}^{\circ} - E_{\text{H}^{+}/\text{H}_2}^{\circ}$$

$$E_{\text{Cu}^{2+}/\text{Cu}}^{\circ} = 0.34 \text{ 伏}$$

从上面测定的数据可看出,锌的标准电极势带有负号,铜的标准电极势带有正号。带负号表明锌失去电子的倾向大,锌电极的电子压高。带正号表明  $\text{Cu}^{2+}$  获得电子的倾向大,铜电极的电子压低;也可以说锌的还原能力强而铜的氧化能力强。如果将锌和铜组成一个电池,电子必定从锌极向铜极流动。还原剂失掉电子的倾向(氧化剂得到电子的倾向)称为氧化-还原电势 (oxida-

tion-reduction potential)。

将任何氧化-还原物质与标准氢电极组成原电池都可测定其氧化-还原电势,并可依上法求得其标准电极势。

有些金属,例如铂和金,放入溶液中时,几乎不发生反应。这种惰性金属也可以作为电极以测定溶液中氧化-还原体系的电势,亦即氧化-还原电势。如将两个白金电极分别插入铁离子( $\text{Fe}^{3+}$ )和氢醌(HQ)两种溶液中组成化学电池。 $\text{Fe}^{3+}$ 离子从白金电极上获得电子还原为 $\text{Fe}^{2+}$ 离子。氢醌将电子释放到另一电极上本身氧化成为醌。这时两电极之间的电势差即是在两极上的电子压之差。这一反应的方程式为:



氢醌氧化为醌的作用不只是丢失电子,而且还失去氢离子。

如果上述反应中 $\text{Fe}^{3+}$ 和 $\text{Fe}^{2+}$ 离子的浓度为已知,用下列公式即可计算出该溶液的电极势:

$$E_A = E^\circ + \frac{RT}{nF} \ln \frac{[\text{Fe}^{3+}]}{[\text{Fe}^{2+}]}$$

式中 $E_A$ 为待测溶液的电极势, $E^\circ$ 为标准电极势即[氧化型]=[还原型]时的电极势, $R$ 为气体常数(8.315 焦/度·M), $T$ 为绝对温度, $n$ 为电极上的价数改变(即体系中传递电子的克分子数), $F$ 为法拉第常数(等于 96,487 库仑), $\ln$ 为自然对数。

上述计算氧化-还原电势的方程式可以用通用的方式表示如下:

$$E_A = E^\circ + \frac{RT}{nF} \ln \frac{[\text{氧化剂}]}{[\text{还原剂}]}$$

在实际工作中,习惯上常用一参考电极,例如甘汞电极来测定电势,由甘汞电极所测得的结果可换算成以标准氢电极为标准的电势。

在很多情况下,氢离子也参与电极上的氧化-还原反应,这时溶液的pH便会直接影响这个体系的氧化-还原电势。前面已经提到一般把 $\text{pH}=0$ ,溶质为一克分子浓度时的氧化-还原电势称为标准氧化-还原电势,符号用 $E^\circ$ 表示。而当 $\text{pH}$ 不等于0时的标准氧化-还原电势用 $E^0$ 表示若无特殊指明,通常是指 $\text{pH}=7$ 时的标准氧化-还原电势。

当白金电极上的电子压比标准氢电极上的电子压高时,所测得的氧化-还原电势用“-”号,当白金电极上的电子压低于标准氢电极上的电子压时,用“+”号。

## 二、生物体中某些重要的氧化-还原电势

生物体内的氧化-还原物质进行氧化-还原反应时,基本原理和化学电池一样,也可以把生物体内的氧化剂与还原剂做成化学电池。无论是有机物,无机物或混和的有机、无机氧化-还原体系,任何的氧化-还原物质连在一起,都可以有氧化-还原电势产生。生物体内一些重要氧化-还原物质的氧化-还原电势已经测出,其数据如表 10-1 所示。

从表中所列的数据可预期任何两个体系如果发生反应时其氧化-还原反应所进行的方向。因为氧化-还原电势较高的体系其氧化能力也较强。反之,氧化-还原电势较低的体系,其还原能力也较强。从表 10-1 中可看出 $\frac{1}{2}\text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$ 系统有可能氧化所有在它以上的各个体系,反过来说,