

全国高等学校教材  
供临床、药学、预防、口腔等专业用

# 细胞生物学

## Cell Biology

主编 张秀军



人民卫生出版社  
PEOPLE'S MEDICAL PUBLISHING HOUSE

全国高等学校教材  
供临床、药学、预防、口腔等专业用

# 细胞生物学

主 编 张秀军

副主编 (以姓氏笔画为序)

陈 晶 陈 静 焦海燕 霍 静

编 委 (以姓氏笔画为序)

丁存宝 王 芳 王 茜 王凌宇  
刘颖慧 孙 红 孙 媛 吴群英  
李 明 李 超 沈海娥 苗知春  
赵 杰 徐传远 黄 江 蒋林彬



人民卫生出版社

图书在版编目(CIP)数据

细胞生物学/张秀军主编.—北京:人民卫生出版社,2013

ISBN 978-7-117-17464-0

I. ①细… II. ①张… III. ①细胞生物学-医学院校-教材 IV. ①Q2

中国版本图书馆CIP数据核字(2013)第167800号

人卫社官网	<a href="http://www.pmph.com">www.pmph.com</a>	出版物查询, 在线购书
人卫医学网	<a href="http://www.ipmph.com">www.ipmph.com</a>	医学考试辅导, 医学数据库服务, 医学教育资源, 大众健康资讯

版权所有, 侵权必究!

细胞生物学

主 编: 张秀军

出版发行: 人民卫生出版社(中继线 010-59780011)

地 址: 北京市朝阳区潘家园南里19号

邮 编: 100021

E-mail: [pmph@pmph.com](mailto:pmph@pmph.com)

购书热线: 010-59787592 010-59787584 010-65264830

印 刷: 北京盛通印刷股份有限公司

经 销: 新华书店

开 本: 787×1092 1/16 印张: 26

字 数: 633千字

版 次: 2013年9月第1版 2016年1月第1版第2次印刷

标准书号: ISBN 978-7-117-17464-0/R·17465

定 价: 78.00元

打击盗版举报电话: 010-59787491 E-mail: [WQ@pmph.com](mailto:WQ@pmph.com)

(凡属印装质量问题请与本社市场营销中心联系退换)

# 前 言

细胞生物学是在细胞水平上研究生命活动规律的一门科学,其核心问题是细胞的结构与功能对有机体生命活动的作用。细胞生物学与医学密切相关,是医学科学的重要基础,尤其对现代医学的影响巨大,涉及医学的全部领域。细胞生物学也是当今发展最快的学科之一,知识更新日新月异,这就要求教材要紧跟时代发展的步伐,将最新的知识反映在教材里。为此,我们组织了部分5年制高等医学院校的专家编写了本教材。

本书行文简洁,内容丰富,书中多有新义,非常适合医学生使用。每章都以彩色的、从中心发散出章节自然结构的思维导图开始,本章主要内容在导图上一目了然,可以有效地帮助学生思考和学习;然后是本章学习目标和重点内容,使学生知道如何开始本章内容的学习;紧接着介绍一个有代表性的、与本章内容有联系的临床案例分析作为开篇引例,以示学习细胞生物学对解决医学临床问题的重要性,让学生真正感觉自己不仅在从书本学习也从实践学习,同时也作为教师授课中的开篇引子和过渡;在具体讲解本章主要内容后,对相关疾病的细胞生物学机制进行专门介绍,进一步突出细胞生物学与医学的关系;书中的部分知识点以“医学应用”的形式进行扩展,以扩大学生视野;最后每章都辅以习题及解答以帮助读者复习并掌握相关知识。

由于细胞生物学知识庞杂,我们在教材内容的组织方式上采用了模块化处理,使知识点系统化,便于理解和记忆。全书13章分为4个单元,按照由表及里、从微观到宏观的顺序,符合结构与功能相适应、局部与整体相统一的观点。第一单元共2章:细胞生物学与医学。通过描述细胞的共性及细胞学说,建立细胞的概念;通过揭示人类健康和疾病的细胞基础,阐明细胞生物学与医学的关系;第二单元共2章:细胞微环境与细胞边界。用生态学的观点,揭示细胞与其生活微环境之间的关系,明确细胞离不开周围环境;第三单元共5章:细胞内部组织结构及功能。主要描述细胞的各个组成部分,通过对细胞内部结构体系的阐述,在显微、亚显微和分子水平揭示各种细胞器的结构及功能;第四单元共4章:细胞的生命活动。细胞作为一个整体,由各组成部分分工合作,共同完成一系列生命活动。

本书的编者都是工作在教学第一线的教师,有丰富的科研和教学经验。我们非常感谢人民卫生出版社为本书出版所作的大量工作。鉴于编者水平所限,难免存在不当之处,敬请读者批评指正。

张秀军 于河北联合大学

2013年5月

# 目 录

## 第一单元 细胞生物学与医学

第一章 什么是细胞 .....	1
第一节 细胞的分子基础 .....	2
一、组成细胞的元素 .....	2
二、水和无机盐 .....	3
三、有机分子 .....	3
第二节 细胞的基本结构及特征 .....	10
一、原核细胞 .....	10
二、真核细胞 .....	12
三、人体细胞的类型 .....	18
第二章 细胞生物学与医学 .....	20
第一节 细胞生物学的发展历史 .....	21
一、细胞学的形成和发展 .....	21
二、细胞生物学的形成 .....	24
三、分子细胞生物学的兴起 .....	25
第二节 细胞生物学研究方法 .....	26
一、显微镜技术 .....	27
二、细胞的分离与培养 .....	32
三、细胞组分的分离 .....	34
第三节 细胞生物学与医学的关系 .....	36
一、细胞与人类生命及疾病 .....	37
二、细胞生物学与医学发展 .....	37

## 第二单元 细胞微环境与细胞边界

第三章 细胞微环境与细胞连接 .....	43
第一节 细胞表面 .....	45
细胞被 .....	46

第二节 细胞黏着和细胞连接 .....	48
一、细胞黏着分子 .....	48
二、细胞连接 .....	51
第三节 细胞外基质 .....	60
一、细胞外基质的基本组成和功能 .....	61
二、细胞外基质的生物学作用 .....	66
<b>第四章 细胞质膜 .....</b>	<b>70</b>
第一节 质膜结构 .....	73
一、质膜的化学组成 .....	73
二、质膜的分子结构 .....	80
三、质膜的特性 .....	82
第二节 小分子穿膜运输 .....	85
一、小分子物质穿膜运输的基本原则 .....	85
二、小分子物质穿膜运输的方式 .....	87
第三节 离子通道与膜电位 .....	91
一、离子通道的特点 .....	91
二、离子通道的类型 .....	92
三、膜电位的产生 .....	94
第四节 大分子膜泡运输 .....	95
一、胞吞作用 .....	95
二、胞吐作用 .....	98
第五节 质膜与疾病 .....	100
一、载体蛋白异常与疾病 .....	100
二、通道蛋白异常与疾病 .....	101
三、受体蛋白异常与疾病 .....	101

### 第三单元 细胞内部结构及其功能

<b>第五章 细胞核与基因表达调控 .....</b>	<b>105</b>
第一节 细胞核结构 .....	108
一、细胞核由核膜包绕而成 .....	109
二、核蛋白包裹 DNA 形成染色质 .....	114
三、核仁是核内致密、形成核糖体 RNA 的区域 .....	125
四、核纤层和核基质决定了细胞核的结构 .....	128
第二节 细胞核功能 .....	130
一、细胞的基因组被隔离在细胞核中 .....	130
二、DNA 复制与修复 .....	130
三、遗传信息的转录 .....	132
第三节 基因表达与调控 .....	133
一、遗传信息表达的基本步骤是转录和翻译 .....	133

二、基因表达调控 .....	135
第四节 细胞核与医学 .....	145
一、肿瘤细胞核形态和遗传物质结构及含量发生改变 .....	145
二、DNA 突变与修复异常与疾病 .....	146
三、基因治疗 .....	146
第六章 核糖体与蛋白质生物合成 .....	149
第一节 核糖体的类型与结构 .....	151
一、核糖体的类型 .....	151
二、核糖体的数量 .....	152
三、核糖体的化学组成 .....	152
四、核糖体的结构 .....	153
第二节 核糖体 RNA 与核糖体蛋白的功能 .....	156
一、核糖体 RNA 的功能 .....	156
二、核糖体蛋白的功能 .....	156
第三节 核糖体与蛋白质合成 .....	157
一、游离核糖体和多聚核糖体 .....	157
二、蛋白质合成过程 .....	159
第四节 核糖体与医学 .....	165
一、核糖体蛋白与疾病 .....	165
二、核糖体与药物 .....	166
第七章 内膜系统与胞内蛋白质运输 .....	171
第一节 内质网 .....	174
一、内质网的形态结构与化学组成 .....	174
二、滑面内质网的功能 .....	177
三、粗面内质网的功能 .....	180
第二节 高尔基复合体 .....	187
一、高尔基复合体的形态结构和化学组成 .....	187
二、高尔基复合体的功能 .....	189
第三节 溶酶体 .....	194
一、溶酶体的形态结构与化学组成 .....	194
二、溶酶体的类型 .....	195
三、溶酶体的功能 .....	196
四、溶酶体的发生 .....	198
第四节 蛋白质的分选与运输 .....	199
一、蛋白质分选原理 .....	199
二、膜泡运输及定向机制 .....	202
第五节 内膜系统与医学 .....	206
一、内质网的病理形态变化 .....	206
二、高尔基复合体的病理形态变化 .....	207

三、溶酶体与疾病 .....	207
<b>第八章 线粒体与能量代谢 .....</b>	<b>210</b>
第一节 线粒体的形态结构 .....	212
一、线粒体的数量和分布 .....	213
二、线粒体的超微结构 .....	213
第二节 氧化磷酸化产生 ATP .....	214
一、线粒体的能量转化机制 .....	215
二、磷酸化的作用机制 .....	219
三、氧化磷酸化的抑制剂 .....	221
四、线粒体的遗传体系与半自主性 .....	221
五、线粒体的增殖和起源 .....	223
第三节 过氧化物酶体 .....	224
一、过氧化物酶体的功能 .....	225
二、过氧化物酶体的发生及其蛋白质分选 .....	226
第四节 能量代谢与疾病 .....	227
一、线粒体疾病 .....	227
二、过氧化物酶体疾病 .....	228
<b>第九章 细胞骨架 .....</b>	<b>231</b>
第一节 微管 .....	234
一、微管的结构和类型 .....	234
二、微管的组装 .....	236
三、微管的功能 .....	239
第二节 微丝 .....	242
一、微丝的形态和组成 .....	242
二、微丝的装配 .....	243
三、微丝的功能 .....	245
第三节 中间纤维 .....	251
一、中间纤维的结构与类型 .....	252
二、中间纤维的组装 .....	253
三、中间纤维的功能 .....	254
第四节 细胞骨架与疾病 .....	255
一、细胞骨架与肿瘤 .....	255
二、中间纤维与肿瘤诊断 .....	256
三、细胞骨架与抗肿瘤药物 .....	256
四、细胞骨架与其他系统疾病 .....	256

## 第四单元 细胞的生命活动

<b>第十章 细胞信号转导 .....</b>	<b>259</b>
-------------------------	------------

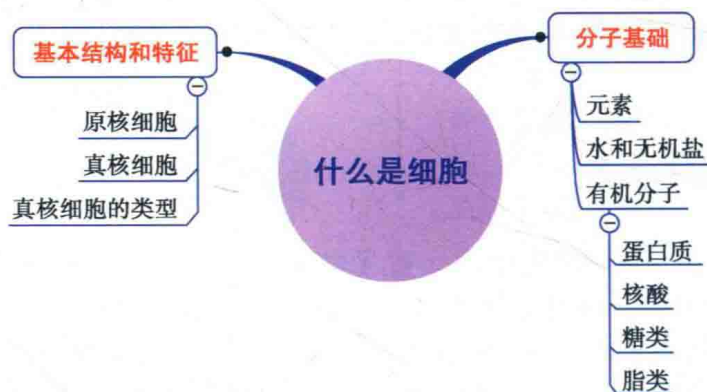


第一节 细胞信号转导的分子基础 .....	261
一、作为配体的信号分子 .....	262
二、与信号分子特异性结合的受体 .....	263
第二节 细胞内受体信号转导 .....	264
一、脂溶性激素受体介导的信号转导 .....	265
二、气体分子受体介导的信号转导 .....	267
第三节 膜表面受体信号转导 .....	268
一、酶偶联受体信号转导 .....	268
二、与 GTP 分解为 GDP 有关的 G 蛋白偶联受体信号转导 .....	273
三、离子通道偶联受体信号转导 .....	278
四、与激酶无关的受体信号转导——受控蛋白水解 .....	279
第四节 细胞信号转导与医学 .....	281
一、酶偶联受体信号转导通路异常相关疾病 .....	281
二、G 蛋白偶联受体信号转导通路异常相关疾病 .....	282
三、受体病 .....	282
四、信号转导药物 .....	283
<b>第十一章 细胞周期与肿瘤 .....</b>	<b>286</b>
第一节 细胞周期概述 .....	288
一、细胞周期的分期 .....	289
二、细胞周期调控 .....	289
三、细胞周期检验点 .....	295
第二节 有丝分裂 .....	296
一、前期 .....	296
二、前中期 .....	297
三、中期 .....	298
四、后期 .....	299
五、末期 .....	300
六、胞质分裂期 .....	300
第三节 减数分裂 .....	302
一、减数分裂 I .....	302
二、减数分裂间期 .....	304
三、减数分裂 II .....	304
第四节 细胞周期改变与癌症 .....	304
一、肿瘤细胞中 G <sub>1</sub> 期到 S 期转换调控系统紊乱 .....	305
二、肿瘤细胞周期异常导致染色体数目不稳定性 .....	305
三、肿瘤细胞中心粒数目异常 .....	306
四、p53 与肿瘤发生 .....	306
五、pRb 与肿瘤 .....	306
六、细胞检验点激酶和肿瘤 .....	307

七、细胞周期调控与肿瘤的诊断及治疗 .....	307
<b>第十二章 细胞分化与干细胞 .....</b>	<b>311</b>
第一节 细胞分化的潜能与细胞决定 .....	314
一、细胞分化的潜能 .....	314
二、细胞决定 .....	316
第二节 细胞分化的分子基础 .....	316
一、管家基因和奢侈基因 .....	316
二、基因的顺序表达 .....	316
三、细胞分化的基因表达调控 .....	317
四、影响细胞分化的因素 .....	322
第三节 干细胞 .....	324
一、干细胞的分类 .....	325
二、干细胞的生物学特性 .....	326
三、胚胎干细胞 .....	329
四、成体干细胞 .....	331
五、诱导性多能干细胞 .....	335
六、干细胞在治疗性组织工程中应用进展 .....	335
<b>第十三章 细胞凋亡 .....</b>	<b>339</b>
第一节 程序性细胞死亡特征 .....	343
一、细胞凋亡的生物学意义 .....	344
二、细胞凋亡的形态学特征 .....	344
三、细胞凋亡的生物化学特征 .....	346
第二节 细胞凋亡的机制 .....	348
一、caspase 家族 .....	349
二、Bcl-2 家族 .....	349
三、Apaf-1 .....	350
四、Fas .....	350
五、p53 .....	350
六、myc .....	350
七、ATM .....	350
第三节 细胞表面死亡受体激活外源性凋亡途径 .....	351
第四节 依赖线粒体的内源性凋亡途径 .....	352
第五节 Bcl-2 蛋白调节的内源性凋亡途径 .....	353
第六节 细胞凋亡与疾病 .....	355
<b>附录 1: 习题解答 .....</b>	<b>362</b>
<b>附录 2: 人体细胞的类型 .....</b>	<b>387</b>

# 第一单元 细胞生物学与医学

## 第一章 什么是细胞



### 本章学习目标和重点内容：

细胞是生物体结构和功能的基本单位,多细胞生物的细胞在结构和功能上有多种多样的分化形成不同类型的细胞,在机体中执行不同的功能。各种细胞分工合作,相互协调,以实现多细胞生物完整的生命过程。

通过对本章的学习,要了解生物体的基本结构,认识生命活动是细胞的属性。

1. 了解细胞的分子构成:无机分子、水、有机分子。有机分子包括脂类、糖、核酸、蛋白质。
2. 根据细胞进化分为原核细胞和真核细胞两种类型,掌握两种类型细胞各自的特点和异同点。
3. 了解真核细胞的类型。

本章的重点是细胞基本结构和两种类型细胞各自的特点。

除病毒外所有生物均由细胞组成,最简单的低等单细胞生物仅由一个细胞组成,复杂的高等生物一般由数以万亿计的细胞组成(一个成人有大约  $10^{14}$  个细胞)。1925年,美国生物学家 E. B. Wilson 说:“一切生物学问题的答案最终都要到细胞中去寻找。因为所有生物体都是,或曾经是,一个细胞。”细胞独特的属性是它能独立生存,具有生命,能进行自我调节,它在同外界进行物质、能量和信息交换的条件下处于动态平衡之中。

细胞非常小,长度以微米( $\mu\text{m}$ )( $1000\mu\text{m}=1\text{mm}$ )计,如动物细胞为 $10\sim 20\mu\text{m}$ ,植物细胞为 $20\sim 30\mu\text{m}$ ,支原体最小仅为 $0.1\mu\text{m}$ ,肉眼( $70\mu\text{m}$ )无法看到。因此,细胞的发现必须依靠放大工具。在显微镜发明之前,人们不知道有细胞的存在,所以说没有显微镜就不可能有细胞学和细胞生物学的诞生。

## 第一节 细胞的分子基础

细胞的生命现象有其物质基础,由各种小分子和大分子物质组成,彼此相互作用。细胞中的每种分子都有其特定的结构,是维持细胞生命活动所必需的。一个典型细胞中约有1000多种不同的分子,除了水和无机盐外,主要是单糖、脂肪酸、氨基酸和核苷酸等有机小分子和多糖、脂质、蛋白质和核酸等生物大分子。这些内容在《生物化学》课程中都学过,本书仅做简要介绍。

### 一、组成细胞的元素

根据元素含量的不同,细胞中的元素可以分为大量元素(macroelement)与微量元素。大量元素指含量占生物总重量万分之一以上的元素,包括C、H、O、N、P、S、K、Ca、Mg等。其中C为最基本元素,C、H、O、N为基本元素,C、H、O、N、P、S这六种元素的含量占到了原生质总量的97%,称为主要元素(表1-1)。大量元素中的C、H、O、N、P、S是各种有机物的重要组成成分如糖、蛋白质、脂肪和核酸,是组成细胞的重要结构和能源物质。

表1-1 组成人体细胞的主要元素

组成细胞的主要元素	占细胞鲜重的百分率	占细胞干重的百分率
O	65%	14.62%
C	18%	55.99%
H	10%	7.46%
N	3%	9.33%
P	1.4%	3.11%
S	0.3%	0.78%
Ca		4.67%
K		1.09%
其他元素	<3%	

凡是占人体总重量的万分之一以下的元素,如Fe、Zn、Cu、Mn、Se、Mo、Co等,称为微量元素(microelement)。微量元素在人体内的含量微乎其微,如锌只占人体总重量的百万分之三十三。微量元素虽然在人体内的含量不多,但与人的生存和健康息息相关,对人的生命起至关重要的作用。它们的摄入过量、不足、不平衡或缺乏都会不同程度地引起人体生理的异常或发生疾病。如缺锌可引起口、眼、肛门或外阴部红肿、丘疹、湿疹。缺铁可引起缺铁性贫血。

血,机体内含铁、铜、锌总量减少,均可减弱免疫机制。

## 二、水和无机盐

水是生命的源泉,人对水的需要仅次于氧气。水占成人体重的 60% ~ 70%。细胞中水含量最丰富,约占细胞总量 70%,细胞内大部分反应是在水环境中进行的。每个水分子中两个氢原子经共价键与氧原子连接,这两个键的极性很强。两个氢原子有正电荷的优势,而氧原子有负电荷的优势(图 1-1)。

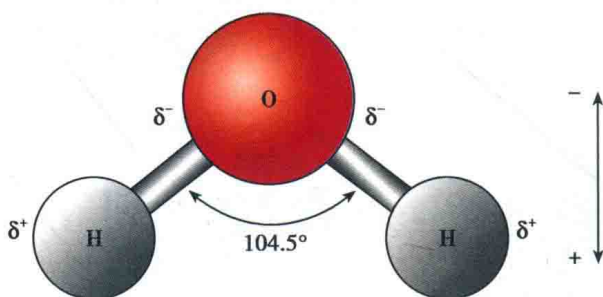


图 1-1 水是极性分子

含有极性键的物质能与水形成氢键,则易溶于水,如细胞中的糖、DNA、RNA 和大部分蛋白质带有正电荷或负电荷,能与水结合而溶于水。非极性的疏水性分子不带电荷,与水不易形成氢键,则不溶于水,如细胞膜由脂质和蛋白质组成,在脂质分子中有一个亲水的头部和疏水的尾部,在水溶液中亲水头部面向水,疏水尾部避开水,且与其他

疏水分子聚集,形成脂双层,脂双层的结构是膜脂类分子与水作用的结果。

水在细胞中以两种形式存在:自由水和结合水。自由水是指在细胞内可以自由流动的水,是良好的溶剂和运输工具。结合水是指在细胞内与其他物质结合在一起的水。根据对人和动物的研究发现,人和动物的年龄愈大,细胞中的结合水愈少,生病时结合水也有变化。自由水和结合水的区分不是绝对的,两者在一定条件下可以相互转化。如血液凝固时,自由水就变成了结合水。水在生物体中的生理功能是多方面的:如参与细胞中原生质的组成;参与生物体内各种化学反应;参与机体内物质的新陈代谢;参与养分和废物的输送和溶解;参与体温调节等。因此可以说,没有水就没有生物体的生命活动。

无机盐在细胞中均以离子状态存在。阳离子有  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Fe}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  等,阴离子有  $\text{Cl}^-$ 、 $\text{SO}_4^{2-}$ 、 $\text{PO}_4^{3-}$ 、 $\text{HCO}_3^-$  等,它们占细胞重量的 1% 以下。这些无机离子在参与细胞代谢反应、维持细胞内外液的渗透压和 pH,以及组成具有一定功能的结合蛋白质等方面起着重要作用。

## 三、有机分子

细胞中有机分子达几千种之多,约占细胞干重的 90% 以上,它们主要由碳、氢、氧、氮等元素构成四大类分子:即蛋白质、核酸、脂类和糖。

### (一) 蛋白质

蛋白质是构成细胞的主要成分,是一类极为重要的生物大分子,几乎各种生命活动都与蛋白质有关。一个细胞中约含有  $10^4$  种蛋白质,分子的数量可达  $10^{11}$  个。蛋白质的组成单位是氨基酸(amino acid)(图 1-2),组成人体蛋白质的氨基酸有 20 种。氨基酸有一个相同的特点:连接羧基的  $\alpha$ -碳原子上还连有一个氨基,故称之为  $\alpha$ -氨基酸,其一般结构式如图 1-2 所

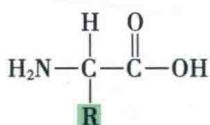


图 1-2 氨基酸结构式

示。由图可见,与 $\alpha$ -碳原子连接的四个基团或原子均不相同(甘氨酸除外),即 $\alpha$ -碳原子是一个不对称碳原子,可产生旋光异构现象,从理论上表明氨基酸应可有D和L两种构型。但是,组成人体的20种氨基酸却都是L型,D型氨基酸只见于某些细菌产生的抗生素和个别植物的生物碱中。

两分子氨基酸以一分子氨基酸中的氨基和另一分子氨基酸中的羧基脱水缩合形成二肽,在该两个氨基酸之间产生的酰胺键称为肽键。一般将小于10个氨基酸连接形成的肽称为寡肽,更多的氨基酸连接形成的肽称为多肽(图1-3),由于肽均为链式结构故统称为肽链。肽链中的氨基酸分子因脱水缩合导致其基团不全,故称其为氨基酸残基。肽链有两端,有自由氨基的一端称为氨基末端(amino terminal)或N端,有自由羧基的一端称为羧基末端(carboxyl terminal)或C端。

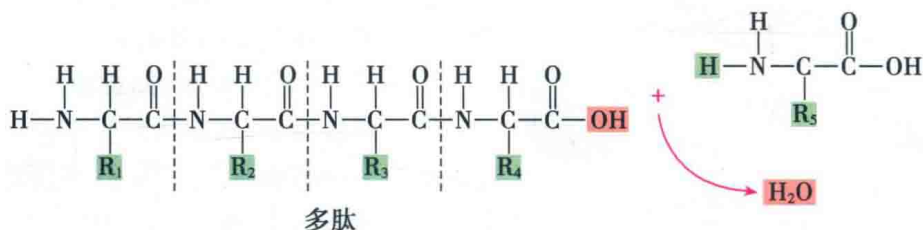


图 1-3 多肽

1. 蛋白质分子的一级结构 多肽链中氨基酸的排列顺序称为一级结构(primary structure),也称为初级结构。一级结构中主要的化学键是肽键,有的蛋白质还含有二硫键,二硫键是由两个半胱氨酸巯基(-SH)氧化形成。由于组成蛋白质氨基酸侧链R基团的理化性质和空间排布各不相同,便可形成各种各样的空间结构并表现为不同生物学活性的蛋白质分子,所以蛋白质分子的一级结构决定其空间结构(图1-4)。

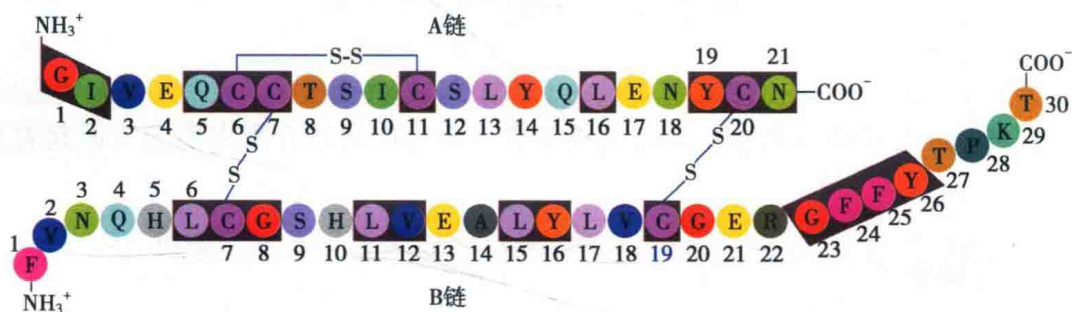


图 1-4 胰岛素的一级结构

胰岛素有A、B两条肽链,A链有21个氨基酸残基,B链有30个。胰岛素A、B两条肽链形成两个链间二硫键,A链的第6和11位半胱氨酸间形成一个链内二硫键,使A链部分环合。如果把氨基酸序列标上数字,应以氨基末端的第1个氨基酸为1号,依次向羧基末端排列

2. 蛋白质的二级结构 多肽链中主链原子的局部空间排列,不涉及侧链的构象称为二级结构(secondary structure)。蛋白质二级及以上结构统称为空间结构或高级结构,维持和稳定蛋白质空间结构的化学键有:氢键、疏水键、范德华力、离子键、配位键和二硫键。最常

见的二级结构有  $\alpha$  螺旋( $\alpha$ -helix)和  $\beta$  折叠( $\beta$ -sheet)(图 1-5)。 $\alpha$  螺旋是指多肽链从 N 端到 C 端为顺时针的右手螺旋结构,是多肽链中最稳定构象,主要存在于球状蛋白分子中; $\beta$  折叠是肽链中比较伸展的空间结构,多肽链来回折叠形成扇状, $\beta$  折叠可由 2~5 个肽段片层之间经 C=O 与 NH 间形成氢键,各肽链可平行排列也可反向平行排列。在大部分蛋白质中  $\alpha$  螺旋和  $\beta$  折叠两种结构同时存在。二级结构除  $\alpha$  螺旋和  $\beta$  折叠两种形式外,还有  $\beta$  转角、 $\Omega$ -环形和随意卷曲等形式。

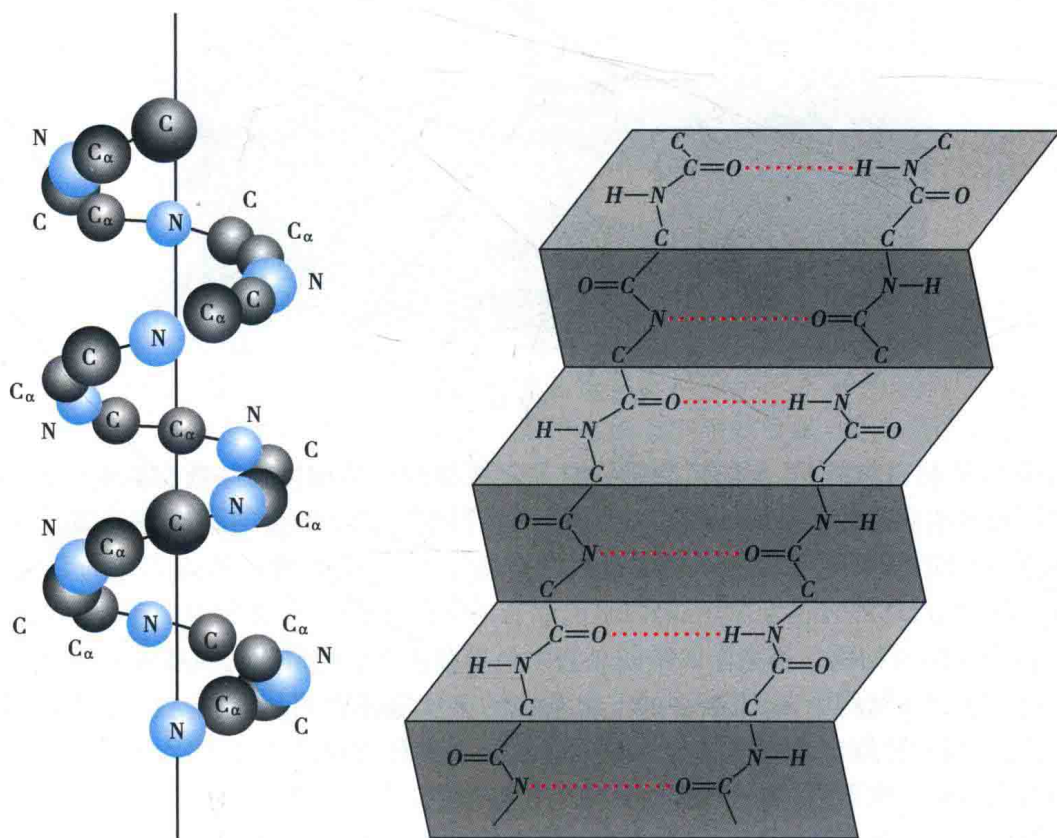


图 1-5 左图为  $\alpha$  螺旋,右图为  $\beta$  折叠

3. 超二级结构 对蛋白质构象与功能的进一步的研究发现,在二级结构与三级结构之间存在超二级结构和结构域。超二级结构又叫基序(motif)或称模序,指多肽链内相互邻近的二级结构常常在空间折叠中靠近,彼此相互作用,形成规则的二级结构聚集体。基序基本形式(图 1-6):① $\alpha$  螺旋组合( $\alpha\alpha$ );② $\beta$  折叠组合( $\beta\beta\beta$ );③ $\alpha$  螺旋和  $\beta$  折叠组合( $\beta\alpha\beta$ )。结构域(domain)则是在较大的蛋白质分子中,由于多肽链上相邻的超二级结构紧密联系,形成两个或多个在空间上可以明显区别的局部区域。结构域常与特定的功能有关,相同的结构域可以出现在不同的蛋白质中,而大分子的多肽链中往往含有数种结构域,完成不同的功能。

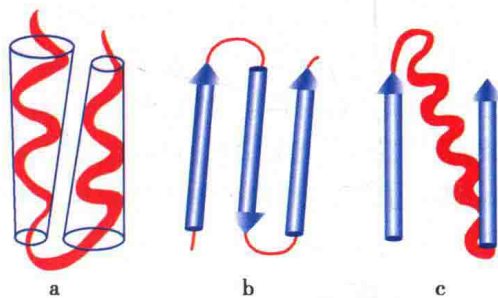


图 1-6 蛋白质超二级结构  
a.  $\alpha\alpha$  组合; b.  $\beta\beta\beta$  组合; c.  $\beta\alpha\beta$  组合

例如免疫球蛋白(IgG)含有12个结构域,其中两个轻链上各有2个,两个重链上各有4个;补体结构部分与抗原结合部位处于不同的结构域(图1-7)。

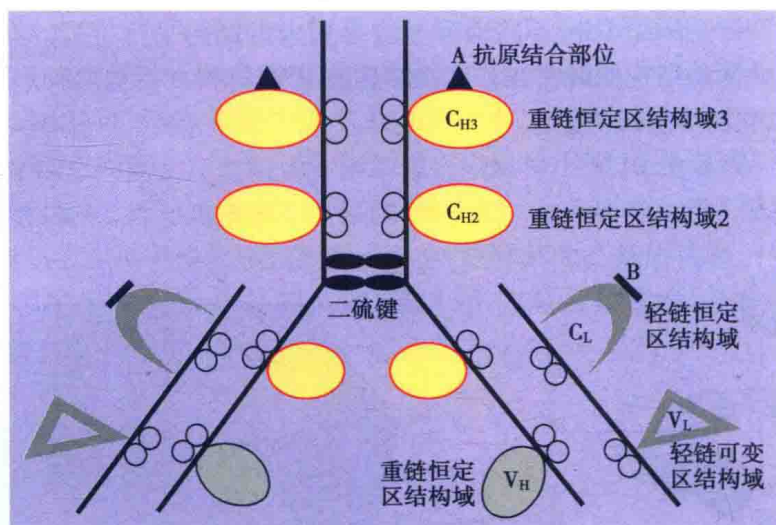


图1-7 IgG 结构域

4. 蛋白质的三级结构 具有二级结构、超二级结构或结构域的一条多肽链,由于其序列上相隔较远的氨基酸残基侧链的相互作用,而进行范围广泛的盘曲和折叠,形成包括主、侧链在内的空间排列,这种在一条多肽链中所有原子三维空间的整体排布称为三级结构(tertiary structure)。

5. 蛋白质四级结构 是指由2条或2条以上具有独立三级结构的多肽链的空间排布与相互作用。在四级结构中,每个独立的三级结构的多肽链称为亚基,亚基独立存在时,不具有生物活性,只有按特定方式以非共价键相连接形成四级结构时才有生物活性。有四级结构的蛋白质又称多聚蛋白,如血红蛋白由四个亚基组成。

蛋白质可根据分子组成的不同分为单纯蛋白质和结合蛋白质两类。单纯蛋白质仅由氨基酸组成,即其水解终产物是氨基酸。根据溶解性质的不同,可将单纯蛋白质分为球蛋白、白蛋白、精蛋白、组蛋白等。结合蛋白质由单纯蛋白质与非蛋白质物质结合组成,非蛋白质物质称为结合蛋白质的辅基,此类蛋白质可根据辅基性质的不同来分类,如核蛋白、糖蛋白、脂蛋白等。蛋白质是生物功能的载体,每种细胞所有的活动几乎都依赖于特定蛋白质的作用。归纳蛋白质的主要生物学功能为:催化功能,酶是一类具有高效催化功能的蛋白质,参与生物体的新陈代谢;调节功能,调节蛋白能调节其他蛋白质执行其生物学功能,调节蛋白还参与基因表达与调控;转运功能,如血红蛋白在血液中结合并转运氧;运动功能,如形成肌肉收缩系统的肌动蛋白、肌球蛋白等;结构蛋白质参与建造和维持生物体的结构,如 $\alpha$ 角蛋白、胶原蛋白等;防御功能,如免疫球蛋白;还有营养功能、识别功能、凝血功能等。蛋白质的很多重要功能往往是糖和脂类不能替代的。

## (二) 核酸

核酸分为脱氧核糖核酸(deoxyribonucleic acid, DNA)和核糖核酸(ribonucleic acid, RNA)。DNA的基本单位是脱氧核糖核苷酸,主要有四种dAMP、dGMP、dCMP和dTMP。



RNA 的基本单位是核糖核苷酸,也有四种 AMP、GMP、CMP 和 UMP。三磷酸核苷是合成核酸的原料(图 1-8)。

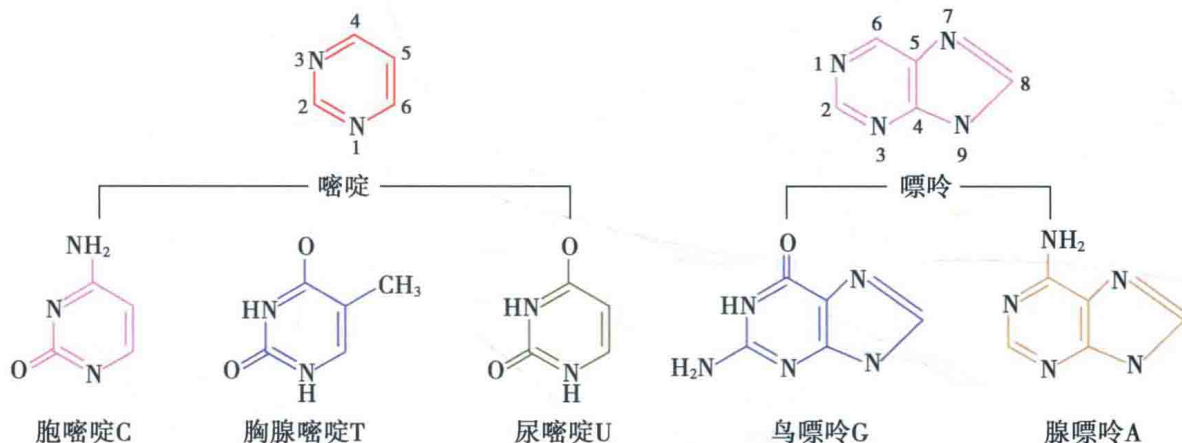


图 1-8 参与核酸组成的主要碱基

一个三磷酸核苷的  $\alpha$  磷酸与另一个三磷酸核苷的核糖中的 3' 羟基脱水形成 3',5' 磷酸二酯键,并释放出 1 分子焦磷酸,大量核苷酸相连形成多聚核苷酸,即为核酸。与多肽链一样,核酸也具有方向性,链的一个末端,其核苷酸的核糖 5' 位上有磷酸,称为 5' 末端,在链的另一端,其末端核苷酸的核糖 3' 位上是羟基,称 3' 末端(图 1-9)。

1. DNA 的结构 DNA 的相对分子质量非常大,通常一个染色体就是一个 DNA 分子。DNA 的一级结构是指 DNA 中脱氧核糖核苷酸的排列顺序,由于各种脱氧核苷酸中脱氧核糖和磷酸都是相同的只是碱基不同,因此也可用碱基的排列来代表 DNA 的一级结构。2003 年 4 月完成的人类基因组计划表明,人类基因组包含 31.647 亿个核苷酸,用于编码蛋白质的序列仅占基因组的 1.1% ~ 1.4%。DNA 的二级结构为双螺旋结构,这是 1953 年美国科学家 Watson 和 Crick 总结前人的实验结果提出的。在 DNA 双螺旋中,脱氧核糖与磷酸残基排列在 DNA 链的外侧,构成 DNA 分子的骨架,不携带遗传信息。两条 DNA 链反向平行,即一条链为 5'→3' 方向,另一条为 3'→5' 方向。

两条链围绕同一中心轴相互缠绕成右手螺旋,螺旋旋转一周正好 10 个碱基对,螺距为 3.4nm。螺旋直径为 2nm。螺旋表面形成两个沟,较宽的沟称为大沟,较小的沟称为小沟。碱基位于 DNA 链内侧,在碱基排列序列中携带着遗传信息,两条链依靠彼此的碱基由氢键连接在一起。碱基之间互补配对的原则是 A 与 T 配对,形成两个氢键,G 与 C 配对形成三个氢键(图 1-10)。近年来研究还发现在 DNA 分子中存在左手螺旋,称为 Z-DNA,其生理功能可能与基因表达调控有关。大多数原核生物和病毒以及线粒体的 DNA 分子是以双链环状形式存在。DNA 的三级结构是指 DNA 双螺旋通过缠绕和折叠所形成特定构象,超螺旋是 DNA 三级结构的一种形式。庞大的 DNA 分子通过与碱性蛋白结合,组装到有限的核内。

2. RNA 的结构 RNA 分子大部分是单链多核苷酸,一级结构是指 RNA 中核糖核苷酸的排列顺序。在 RNA 分子中某些区域存在互补序列,单链部分可以折叠,按碱基配对的原则形成局部双螺旋二级结构。RNA 二级结构基础上进一步折叠形成 RNA 的三级结构。几乎全部细胞的 RNA 都与蛋白质形成核蛋白复合物,这种核蛋白复合物称为 RNA 的四级结