

世界名著

蛋白質的構造與功能

Richard E. Dickerson 原著
Irving Geis

李張高 宗子 仁文隱 合譯

國家科學委員會補助
國立編譯館出版
臺灣開明書店印行

蛋白質的構造與功能

原著者：加州理工學院, RICHARD E. DICKERSON 與 IRVING GEIS.

Copyright © 1969 by
Richard E. Dickerson and
Irving Geis. All rights reserved.

民國六十三年十一月初版發行

每册基價二元六角

(按照同業規定倍數發售)

蛋白質的構造與功能



有著作權·不准翻印

原著者

Richard E. Dickerson
Irving Geis

翻譯者

張子文 高 隱
李宗仁

譯權所有人

國立編譯館

補助機關

國家科學委員會

發行人

劉 甫 琴

印刷者

臺灣開明書店

總發行所

臺北市中山北路一段七七號
電話 五五三六 五八〇三號
郵局劃撥賬號第一二五七號

臺灣開明書店

(坤記·老原色-66J.)

前 言

要想知道生命化學，必須先明瞭用簡單的化學先質 (chemical precursors)，來製造複雜的動植物體的機體是什麼。在活細胞的水溶液裏頭，到底有什麼樣的設備，能在常溫又是中性的溶液中，製造大型的有機分子，而同樣的工作由化學家來做的話，卻需要強力的溶劑、高溫、低壓和強酸或強鹼呢？這個答案在於活細胞體內有高效率催化劑，這種催化劑能使常態下看來幾乎不動的緩慢反應加速十倍、甚至十萬倍。細胞爲了要達成這個目的，在每一小的新陳代謝步驟中，都安排了一專用的催化劑。這些催化劑就叫做酶(enzyme)。

存在於自然界的酶，種類繁多，光是在一單細胞的細菌體內，就有不下數千種的酶。在一哺乳類動物體內的酶，據推測可能有數百萬之鉅。

這些酶有什麼通性呢？它們都是屬於蛋白質的一種，這就意味着，酶大部份甚至全部是由氨基酸的長鏈所組成的。同醣或盤尼西林分子比較的話，酶是非常巨大而且複雜的。由於這個原因，直到最近，決定酶的三度空間結構 (three-dimensional architecture) 一直被認爲是超乎化學和物理學的力量之外。然而，近年來藉化學和X光結晶學之方法 (X-ray crystallographic method) 來定出酶的結構，已經是分子生物學上 (Molecular Biology) 的一大成就，本書是將目前的研究結果介紹給讀者。我們要知道，時至今日，*已知構造的酶只有十二個左右，這個數目較之存在於大自然中的酶真是微不足道。雖然如此，這些結果也足以讓我們開始去了解生物體內的酶如何發生作用。

直到目前，雖然還沒有一種新奇或巧妙的作用力被用來解釋酶的作用，但是可用簡單的靜電力學 (electrostatics) 來作一個初步的了解。酶具有特殊部位可容納反應物 (reactant)，藉此以識別反應中某一特殊的反應物。這個現象如同鑰匙之可插入門鎖是一樣的，只不過有一不同的地方：即生命系統裏的鎖，常帶有電荷或電矩，剛好可與反應物的電荷或電矩相補償，這種特殊的部位通常是一低於酶分子表面的罅隙或凹穴。如此一來，酶周圍水中的反應物可被帶入酶分子內。這裏頭是有一深奧的化學作用目標的。在水溶液裏，許多化學反應進行很慢，因爲水的介電常數 (dielectric constant) 很大：水的作用像是一絕緣體把帶電分子推開。另一方面酶分子內部是由介電常數很小的碳氫化合物 (hydrocarbons) 造成的，在這種環境下，酶與反應物的電荷與電矩能相互結合，使得反應物在瞬間產生變化。因此我們可以把酶看成活細胞裏奇異的有機溶劑。

比起已知的化學反應系統，酶提供我們更詳盡的催化過程圖。知道了酶的結構與功能將使我們更進一步地了解生命化學，而且也可進一步地了解生物學和藥學；就是今日許多工業化學也將受其影響而作長足的簡化與進步。

關於蛋白質構造和功能，本書給初學者作了很明晰的介紹，加上 Dickerson 豐富的想像力及描寫，加上 Geis 生動的插圖，益使本書具啓發作用與價值。

MAX. F. PERUTZ

1969年6月

MAX. F. PERUTZ

序於劍橋

譯者註：(1)利用X-光結晶學分析法，皮魯茲 (PERUTZ)，與甘德留 (J.C. KENDREW)分別定出血紅蛋白及肌紅蛋白之立體構造共同獲得1962年諾貝爾化學獎；韋京士 (M. WILKINS)，華生 (J.D.WATSON) 和葛立克 (M. CRICK)，因對DNA之研究及發現其雙螺旋結構，亦於同年共同獲得諾貝爾醫藥及生理學獎。此後乃掀起用此法研究蛋白質立體構造之熱潮。

(2)至1974年4月，已有30多個酶和蛋白質的構造被決定出來。

目 錄

前 言

第一章 遊戲的規則	1
1-1 生命有機體的構築	1
1-2 蛋白質：氨基酸的聚合物	4
1-3 聚合物的骨架	8
1-4 旁鏈的影響	16
第二章 磚與泥——結構蛋白質	23
2-1 摺曲的極限	24
2-2 纖維蛋白質的種類	32
2-3 絲和 β -摺片	33
2-4 α -角蛋白	36
2-5 膠原	39
2-6 結論	42
第三章 分子運輸者	43
3-1 氧氣運輸隊	43
3-2 做爲貯藏者的肌紅蛋白	48
3-3 做爲搬運者的血紅蛋白	54
3-4 一種蛋白質的歷史：分子進化論	58
3-5 細胞色素 C：電子的携帶者	61
3-6 進化時鐘	65
第四章 分子催化劑	67
4-1 什麼是酵素(酶)	67
4-2 溶菌酶	69
4-3 其他的分解酵素：核醣核酸酶	79
4-4 蛋白酶：胰凝乳蛋白酶和木瓜酵素	82

4-5	外分解酵素：羧胜酶 A	88
4-6	酵素的構築	94
第五章	下一步工作	98
5-1	什麼樣的一步	98
5-2	具有次單位的蛋白質	99
5-3	異態結合和反哺控制	105
5-4	γ -球蛋白	109
5-5	血清補足系統	113

參考文獻等

進修書目

索引

蛋白質的構造與功能

第一章

遊戲的規則

1-1 生命有機體的構築

一世紀之前，當一化學家被問到生物與非生物之間有何不同時，總是無言以對，甚至會把解釋生命的問題歸於創造萬物的神力或者是生命本身的稟性。今天，這個問題已可用發生在生物體內種種複雜，有組織，又奧妙的反應來回答了。其實生命化學與非生命化學在原則上並無多大區別，只不過生命化學是更複雜，更精細，又更富探討價值罷了。這種程度之不同，正如錶之於彈弓，電子計算機之於錶。

生命有機體內化學物質的繁多是足以令人詫異的。水充滿於有機體內，到處游動，在一哺乳動物體內水之重量可達65%。生物體內水之呈鹹味暗示生命之雛形乃一微小閉合之海水。生命的雛形歷經一系列的化學變化逐漸演變成爲有新陳代謝作用 (metabolisms) 的生物。生物體內的水有很多離子和小形的有機、無機分子。例如： K^+ 和 Na^+ ； Cl^- ， PO_4^{---} 有機鹼；維生素以及協同因子 (cofactors) 等。假如將一生命有機體比擬爲一複雜的工廠，那麼有機體內大部份的小分子（雖然有一些爲量不多），就像工廠裏日夜不停在轉着的輪子上的螺釘、螺帽、和接頭。支撐廠房的鋼柱和大樑就相當於動物體內的支架材料：如高等動物體內之骨、齒、或昆蟲的多醣類甲殼 (Chitin) 油脂類 (lipids) 和其衍生物 (derivatives) 就相當於廠房牆壁的木板和塗料，工廠裏每一樣東西之規格及廠房本身之結構都記錄在核酸裏；也就是去氧核醣核酸 (deoxyribonucleic acid, 簡稱 DNA) 和核醣核酸 (ribonucleic acid RNA)。然而，生命有機體內最值得研究的化合物要算是蛋白質。

蛋白質之所以重要，在於它有兩項分明的任務：做為構築的建材和運轉的機器。假如甲和骨可比做大樑的話，那麼結構蛋白質 (structural proteins) 就不愧比做廠房牆緣的磚石；不止如此，它還當作內牆的一半木板和塗料。(譯者註：內牆係細胞膜。另一半是由油脂類構成的。)這些結構用的纖維蛋白質 (fibrous proteins) 有些是具保護作用的：如皮、髮、線、趾和爪的 α -和 β -角蛋白 (keratins)；有些是具毗連作用的：如筋內的膠原 (collagens)；還有一些是具牽動作用的：如肌肉裏像機器一般在活動着的肌纖肌球蛋白 (actomyosin)。

蛋白質能充做構造用的材料正如其他的聚合物之可以充做建築材料一樣的道理——蛋白質是長鏈形的分子，配以適當的交叉連結 (cross-linking)、交互疊合 (interleaving) 和交互絞繞 (interwining)，以塑成所要的形狀，並表現所要具備的特性。既如此，蛋白質除了做為建材之外的其他功能更是令人驚異：較小的球狀蛋白質 (globular proteins) 在生物體內可做為反應的催化劑，稱為酶。酶與所有的催化劑一樣，不改變化學反應的

平衡，而僅改變達到平衡的速率。在此附帶要提的是：生命系統是永遠達不到平衡的，其體內總是有數種反應相競爭，速率愈快的影響愈大。這些大分子催化劑控制了這複雜系統的一系列反應的行徑及時間，使得有機體的生命延續下去。

球狀蛋白質分子可能比較小*。核糖核酸酶 (ribonuclease)，為一消化多餘的 RNA 的酶，是分子量 13,700 的蛋形分子。細胞色素 c (cytochrome c)，是一傳送電子的球蛋白，約有 $25 \times 25 \times 32 \text{ \AA}$ 大，分子量為 12,400。另一方面，做為抗體 (antibody) 的 γ -球蛋白 (gamma globulins) 之分子量大約為 160,000；過氧化氫放氧酶 (catalase) 分子量為 248,000；非常重要的乙酰膽鹼脂酶 (acetylcholinesterase) (譯者註：在神經生理上極為重要) 分子量為數百萬。這些較大的球狀蛋白質據研究都是由幾個較小的次單位 (subunits) 組成的。

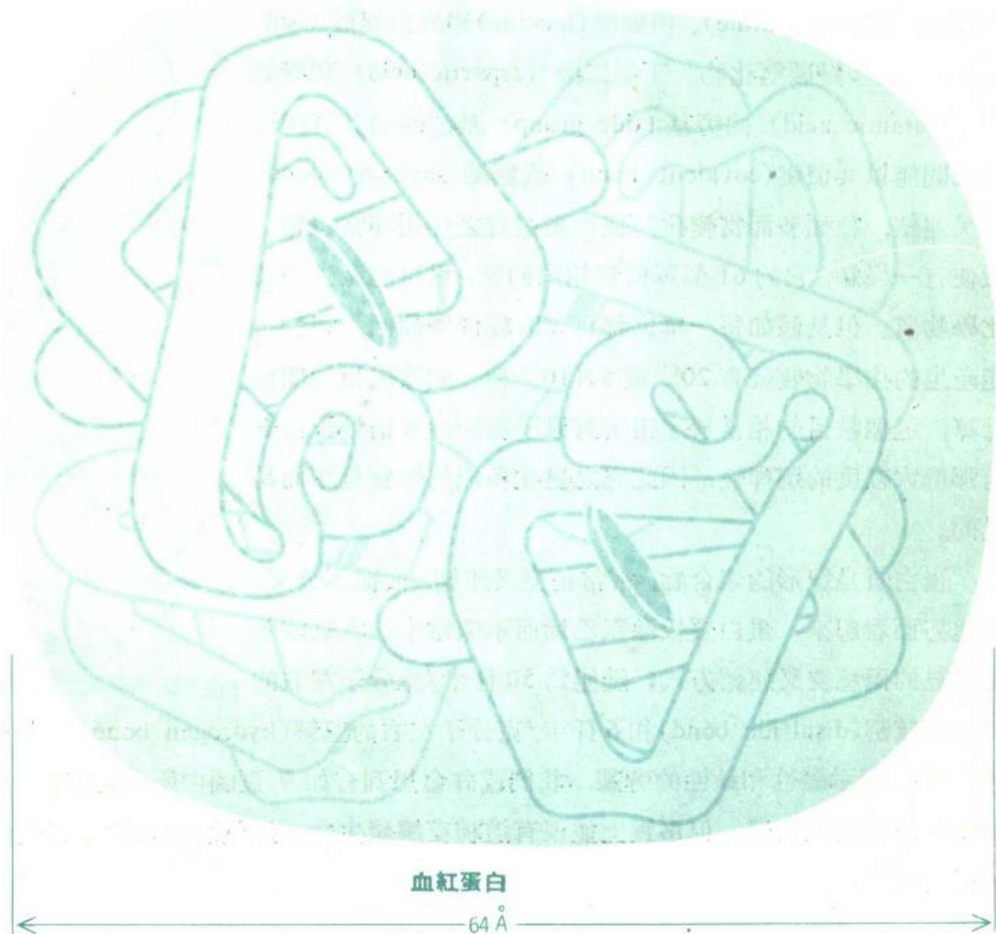
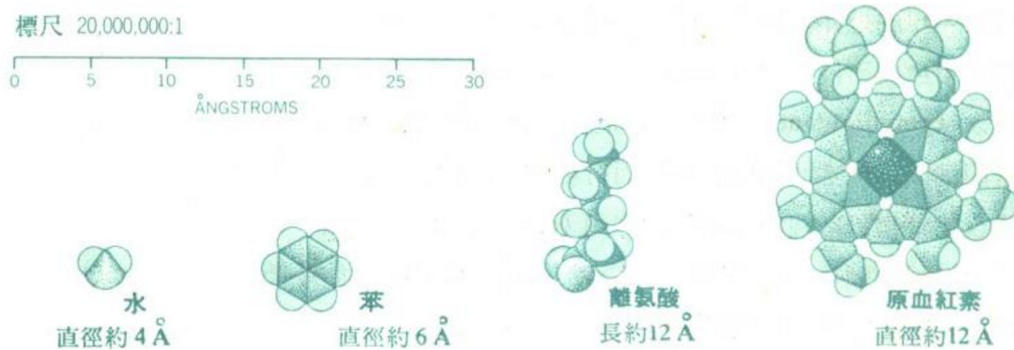
同樣的物質如何可用來做為一反應器的器壁，同時又可做為裏頭的反應催化劑呢？蛋白質這種廣泛的性質源自那裏呢？要回答這些問題，我們先得



研究研究蛋白質是什麼東西，它又是怎麼組成的。

* 下面所繪的分子模型均為放大兩千萬倍。爲了領悟這個大小，假想你也被放大相同的倍數，那麼地球在你看來，就像直徑 2 呎的球，你的手指有馬賽到亞布丁那麼長(見 2 頁左下圖)。

對小到如分子那麼小的物體來說，哩、呎和毫米都是漫無邊際的長度單位。分子的大小通常是用埃(Å)來量度的。一億個埃單位 (10^8 埃) 相當於一厘米。大多數的鍵長在 1 到 3 埃之間。

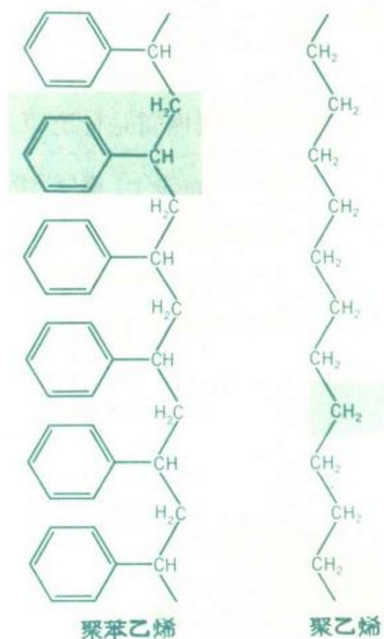


1-2 蛋白質：氨基酸的聚合物

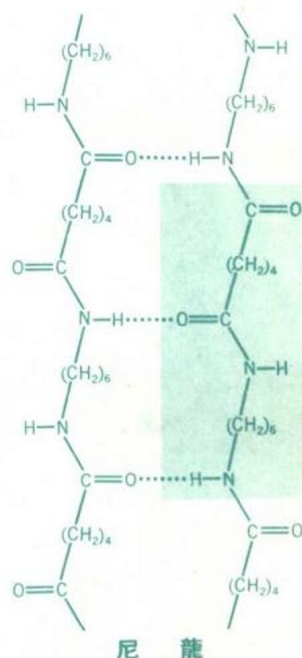
蛋白質是由長鏈的氨基酸聚合物，稱聚氨酸 (polyamino acid) 或聚胜鏈 (polypeptide chain) 造成的。多數聚合物的本身不太引人發生興趣如聚乙烯 (polyethylene) (左) 可用來做實驗室用的燒杯。聚苯乙烯 (polystyrene) 和尼龍 (nylon) 都是用途廣而沒有太多化學性質的。具支鏈的聚合物像聚氨基酯類 (polyurethanes)、電木 (bakelite) 和蜜醛塑料 melamac 雖因構成三度空間的網狀結構而有各種物理性質，然而這些聚合物都趨於遲鈍而不具催化作用 (catalytic activity)。

聚氨酸因具有許多不同的旁鏈 (side chains) 而富變化。氨基酸之間如何由胜鏈 (peptide bond) 結合成聚氨酸見於次頁。每一單分子 (monomer) 可以具有 16、17 頁所示之一旁鏈。纈氨酸 (valine)、白氨酸 (leucine) 和異白氨酸 (isoleucine) 是多鏈碳氫化物。丁氨酸 (aspartic acid) 和麥氨酸 (glutamic acid) 的旁基 (side group) 是酸性的。有些旁鏈之間能以共價鍵 (covalent bond) 或氫鍵 (hydrogen bond) 交叉連結，種類多而富變化，使得蛋白質之作用非常複雜。假使有一條鏈，它的 61 個單位都相同的話，只可能產生一種化學物質。但是假如每一單位都有 20 種選擇的話，那麼可能產生的化學物質就有 20^{61} 或 5×10^{79} 種。如當成指數問題計算，這個數目約相當於宇宙所有原子總和的 6 倍*。蛋白質有那麼大幅度的選擇性，因此它之變化多端的性質是顯而易見的。

蛋白質是線形的聚合物，常常是交叉連結，而從不分叉。從這方面看起來，蛋白質較像聚乙烯而不像電木。次頁圖示最常見的兩種交叉連結方式：鍵能為 50 仟卡/克分子左右的共價雙硫鍵 (disulfide bond) 和 6 仟卡/克分子左右的氫鍵 (hydrogen bond)。以一 COOH 和一 NH_2 表示酸性和鹼性的旁基，我們或許會想到有如 7 頁圖中所示之支鏈 (branch chain) 形式的蛋白質。但事實上並沒有這種支鏈聚生物，這個理由可從蛋白質合成的方式得到解答。



灰影部份係「單分子」的鏈單位。

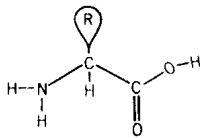


注意兩條鏈間之氫鍵交聯作用。

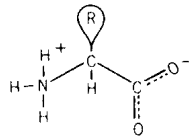
* 照 Dauvillier 的說法 (Les Hypothèses cosmogoniques, Masson, Paris, 1963, p. 67), 從 Einstein 的宇宙構造論可推測宇宙有 2×10^{55} 克的總質量。這相當於 5000 個銀河系, 每一個銀河系有 200 億個太陽系的質量 (太陽系質量 2×10^{33} 克)。宇宙中每千個原子中, 有 875 個是氫原子, 124 個是氦, 1 個是氧、碳、或氮, 其他原子的量很少, 忽略不計 (I.S. Shklovskii and Carl Sagan, Intelligent Life in the Universe, Holden-Day, San Francisco, 1966, p. 57)。用這些數據, 令 n_T = 宇宙的總原子數, 以 N 表示阿波加特羅數 (等於 6.025×10^{23}) 那麼

$$\frac{0.875n_T}{N} \times 1 + \frac{0.124n_T}{N} \times 4 = 2 \times 10^{55}$$

宇宙的總原子數: $n_T = 0.88 \times 10^{79}$ 原子

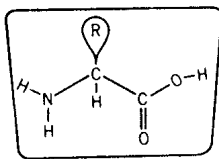


未解離的氨基酸

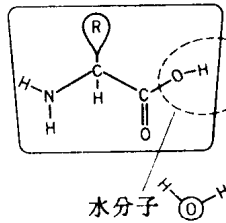


兩性離子 (Zwitterion)

溶液中的氨基酸是呈帶正負雙電荷的兩性離子。

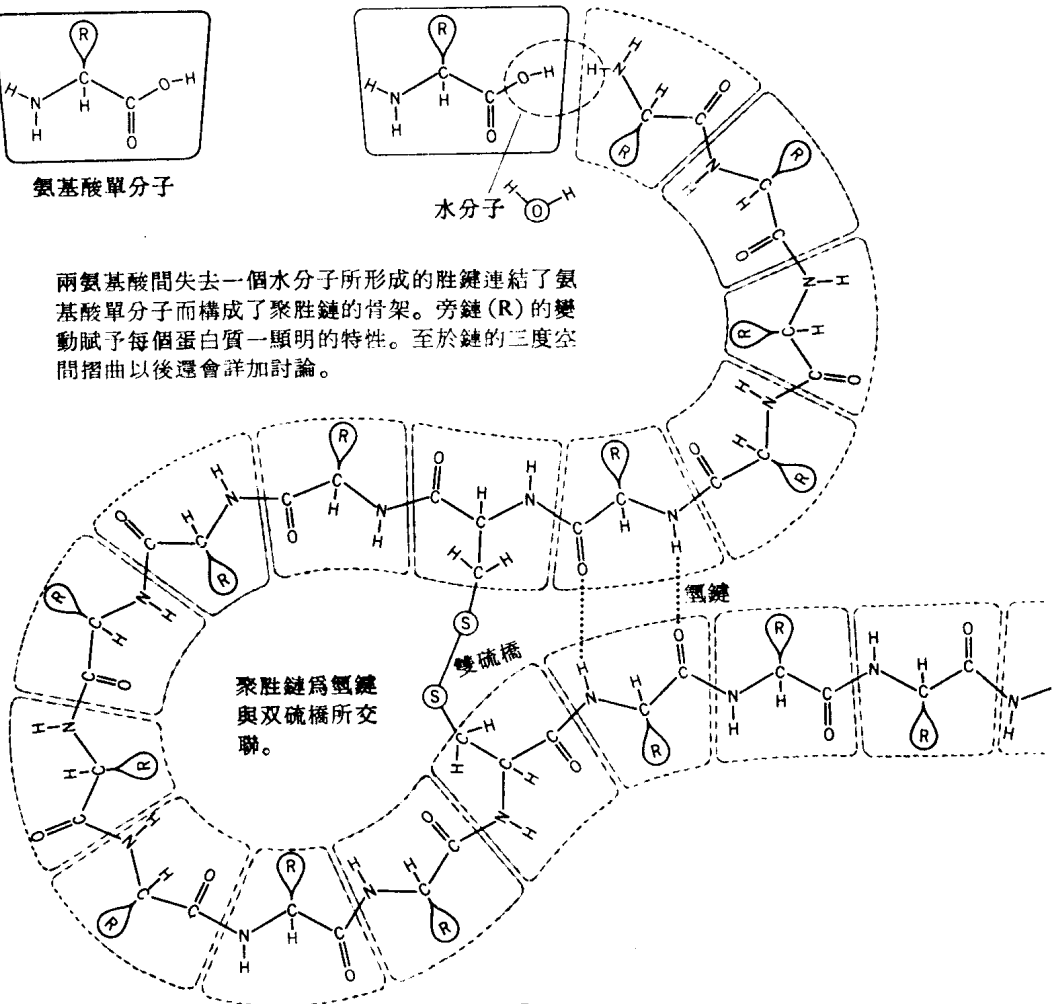


氨基酸單分子

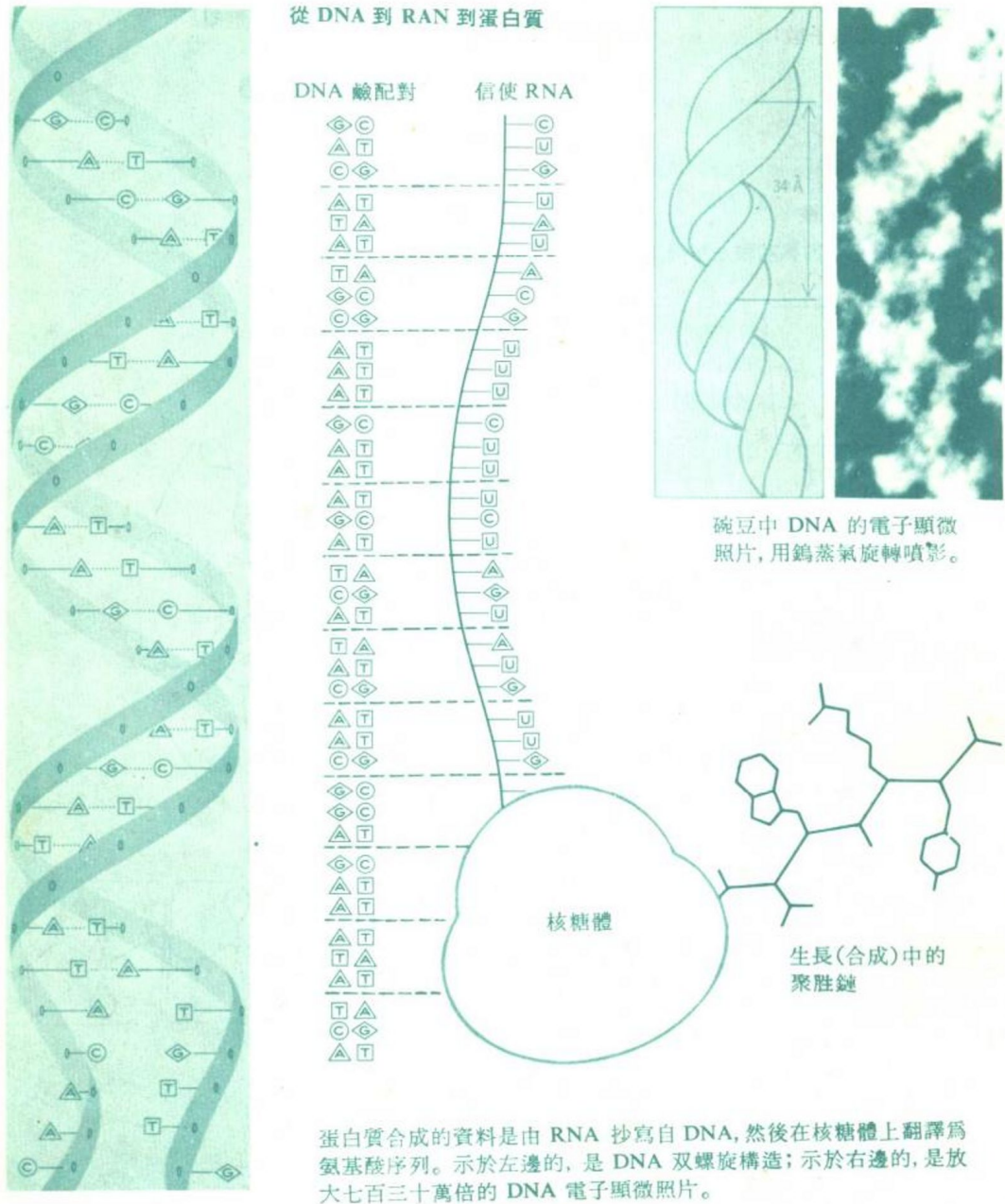


水分子

兩氨基酸間失去一個水分子所形成的肽鍵連結了氨基酸單分子而構成了聚肽鏈的骨架。旁鏈 (R) 的變動賦予每個蛋白質一顯明的特性。至於鏈的三度空間摺曲以後還會詳加討論。



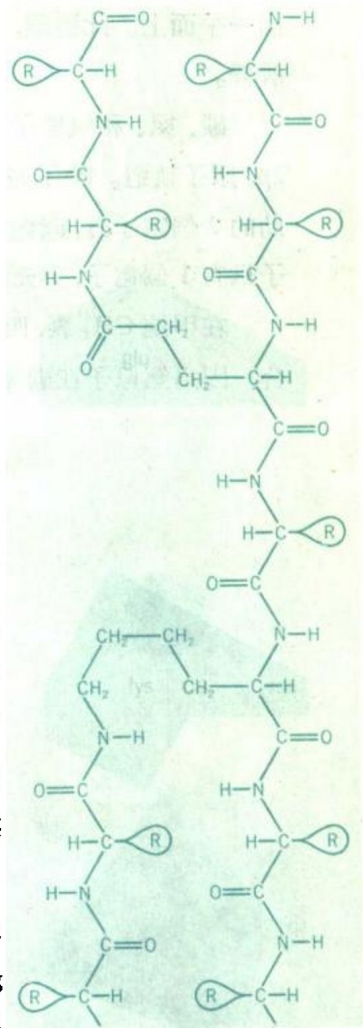
如何合成一蛋白質的資料貯存在細胞的 DNA 中（有些簡單的有機體這些資料貯存在 RNA 中）。DNA 上有機氮鹼（nitrogen base）的排列次序即構成了蛋白質的密碼。四種鹼是：腺鹼（adenine, A）、胸腺嘧啶（thymine, T）、鳥嘌呤（guanine, G）、和胞嘧啶（cytosine, C）。三個相連的鹼即為二十種氨基酸的一個密碼。DNA 本身的作用類似「檔案」資料，當要合成一蛋白質時，RNA 即自 DNA 上抄錄合成的資料。這個「信使



(messenger) RNA 滲透出細胞核，到達細胞質內一較小的細胞器官“核糖體 (ribosome)”上，DNA 上的密碼遂被三個鹼逐一譯為氨基酸，這些氨基酸再連接成聚胜鏈。蛋白質合成的奧妙，這裏所談僅「點到而已」，至於其細節，讀者請看 James D. Watson 所著 *The Molecular Biology of the Gene*。值得強調的是：在蛋白質合成中，最重要的一環在於資料的儲存處是線形的 DNA，這比二度或三度的陣形裝置容易讀出 (readout) 多了。這也是一般的錄音機用磁帶而不用磁片或磁磚的道理。我們很難想像一有支鏈的聚合物如何用直線形的聚核酸密碼指示合成。假如三度空間結構誠屬需要的話，如蛋白質，那麼一較有效的辦法將是先合成一線形的聚合物，而後此聚合物依照旁鏈的種別與排列次序自然地摺曲 (fold) 成所要的三度空間結構，蛋白質的合成正是如此。氫鍵和雙硫鍵是構成摺曲的主要因素。在水溶液環境下，碳氫化物旁基聚集一起，對摺曲雖無重大貢獻，但能降低自由能，使分子更趨穩定。

多核糖體合成的聚胜鏈不會再形成胜鍵而接合。生物系統沒有發現像右圖所示之向旁接成鏈的酶。至目前為止，也尚未發現可使兩多胜鏈頭尾相接，成更長鏈的酶。顯而易見地，倘若這種酶存在的話，實在太危險了。酶與所有其他的催化劑一樣，既可加速正方向的反應，亦可加速反方向之反應，而使得反應更快趨近於平衡。合成酶 (polymerase) 從另一方面看就是拆解酶 (depolymerase)。一個會連接兩氨基酸構成聚胜鏈的酶同樣會把已經連在一起的聚胜鏈拆開。蛋白質內聚胜鏈的胜鍵數目很大，簡單的質量作用定律 (mass-reaction law) 告訴我們這樣的一種酶將花大部份的工作時間在拆解和毀壞它的寄主細胞。一蛋白質的旁基次序是決定蛋白質的性質的，長短自不能除外。既如是，那麼一生命有機體何以能忍受胜合成酶這種破壞的危險。幸好有機體內只有幾個限定的部位才發現有消化作用的多胜化物拆解酶，像胰蛋白酶 (trypsin)、胰凝乳蛋白酶 (chymotrypsin) 或胃蛋白酶 (pepsin)。

目前的構圖 (picture) (稱「教條 (dogma)」或許更好)，是蛋白質是以線形聚合的方式合成的，而不同的摺曲構式 (folding conformation) 決定在旁基的種類及其分佈的情況。這種過程是相當有效率的。一種經三、四十億年長期演化的產物怎會不有效率呢？



蛋白質內沒有從旁鏈分岔的情形。(上圖)胜鍵形成中用了羧基。 (下圖)用了離氨酸旁鏈的氨基。

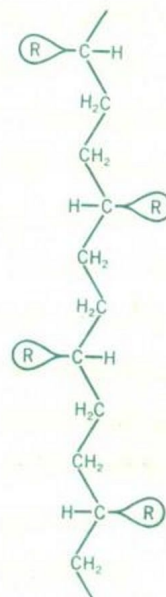
1-3 聚合物的骨架

聚脞鏈的許多性質是源自骨架的性質。骨架的特徵在 $-\text{CO}-\text{NH}$ 基，稱為脞鍵或醯胺結 (amide link)。像右邊所示的「擬脞 (pseudopeptide)」，雖然與蛋白質大小相同，但性質與迥異。

CO 與 NH 基，能在鏈與鏈間交互連結來彌補支鏈的缺乏，以幫助建造三度空間之結構。第二章會詳細討論幾種常見的構造。脞鍵很嚴格地限制了鏈的摺曲方式， $-\text{CO}-\text{NH}$ 的四個原子必在同一平面上。此道理，可從簡單的化學鍵的分子軌道之理論得到解釋。

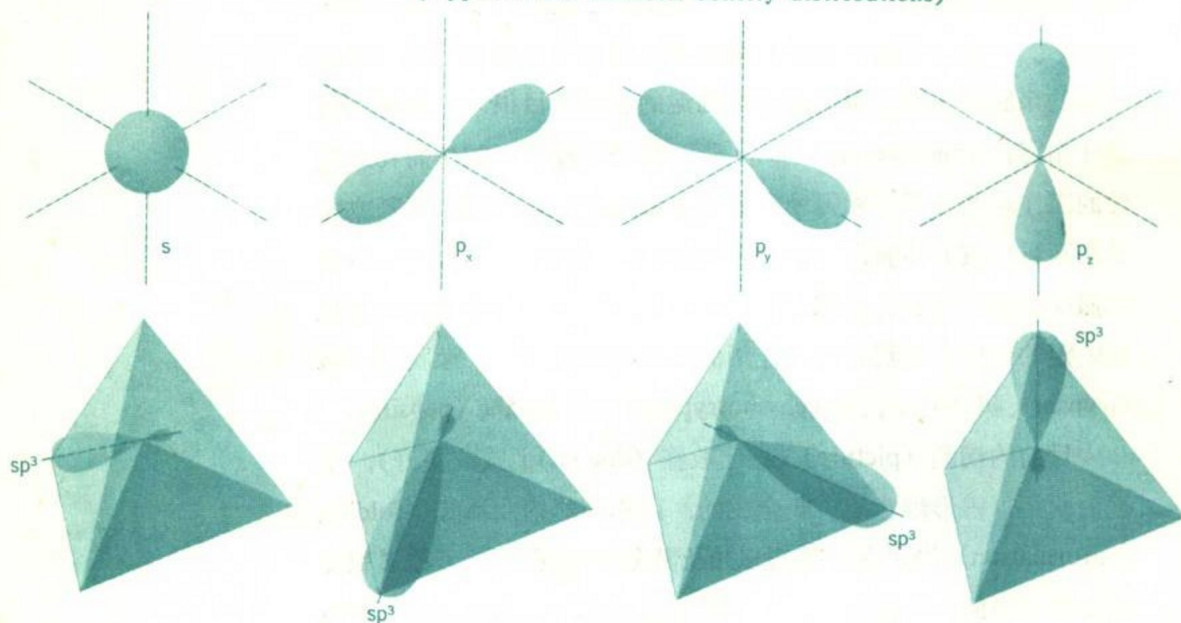
碳、氮、和氧原子，在形成鍵的時候，用的是 $2s$ 、 $2p_x$ 、 $2p_y$ 、和 $2p_z$ 原子軌道。除了充滿在 $1s$ 軌道上，對鍵合 (bonding) 無所幫助的 2 個電子外，碳尚有 4 個、氮有 5 個、氧有 6 個價電子。氫原子只有 1 個電子，半充滿 (half filling) 其 $1s$ 球形軌道。

在甲烷 CH_4 裏，四個碳的 $2s$ 和 $2p$ 軌道並不直接和氫的 $1s$ 結合，因為氫原子在碳原子周圍呈正四面體的 (tetrahedral) 排列。



一多取代的碳氫「擬聚脞」鏈。雖然它的尺寸與蛋白質鏈相似，但其化學性質卻相去甚遠。

原子軌道中的近似電子密度分佈
(Approximate electron density distributions)



由上四種原子軌道混成的四個正四面體取向的 sp^3 混成軌道

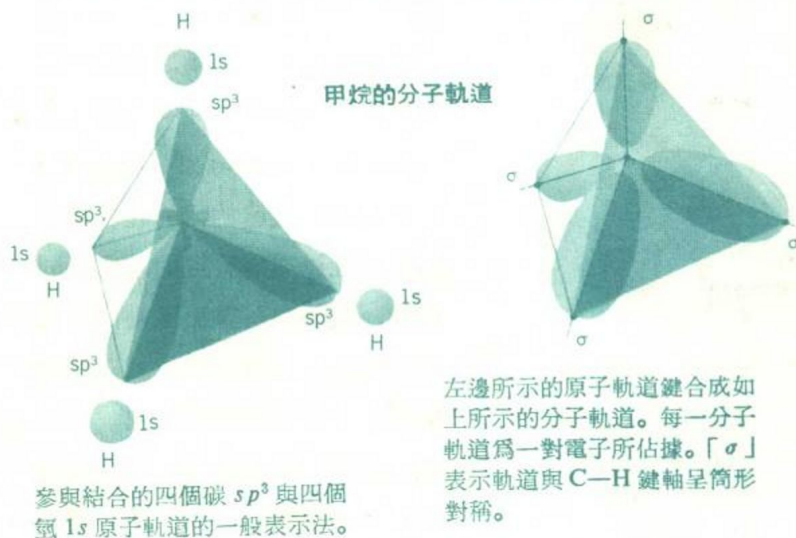
碳原子的軌道是混成的 (hybridized), 四個相同的 sp^3 原子軌道指向正四面體的四個角。每一個碳的 sp^3 原子軌道和氫的 $1s$ 軌道結成一分子軌道, 當填滿 2 個電子時, 即構成一 C—H 鍵。8 個價電子可構成 4 個分子軌道。每一 C—H 鍵的電子雲是繞着鍵軸 (bond axis) 呈筒形對稱的 (cylindrical symmetrical), 這是 σ -型 (σ -type) 的分子軌道。甲烷分子所超過的 5 個獨立原子的穩定能量就是 4 個 C—H 鍵的鍵能 (bond energy) 總合。每個 C—H 鍵之結合能為 99 仟卡/克分子。

乙烷 $\text{CH}_3\text{—CH}_3$ 的化學鍵是相似的。每個碳 4 個價電子, 氫 1 個, 共 14 個。有 6 個 σ -型的 C—H 鍵和一個 σ -型的 C—C 鍵 (見次頁左上圖)。每個軌道為一對價電子所佔據。C—H 鍵的鍵能為 99 仟卡/克分子, C—C 鍵的鍵能為 83 仟卡/克分子。

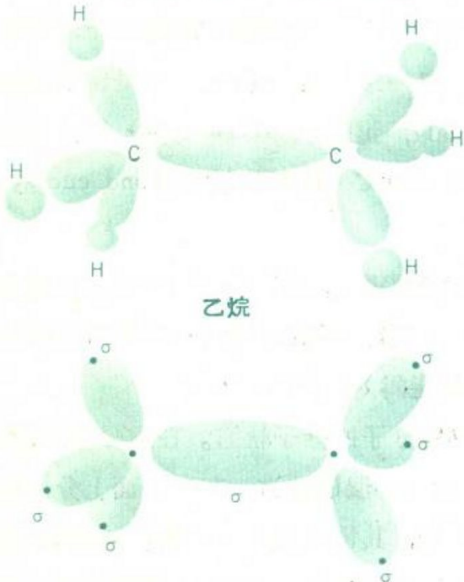
乙烯 $\text{CH}_2=\text{CH}_2$ (示於次頁) 可用以解說具雙鍵的分子的分子軌道。在這分子裏, 每一碳原子由 1 個 $2s$ 和 2 個 $2p$ 軌道混成為 3 個相等的 sp^2 混成軌道, 在一平面上分開成 120° 。另一尚未被用着的 $2p$ 軌道, 軸垂直於 sp^2 平面, 其電子雲上下對稱。4 個 σ -型 C—H 鍵和 1 個 σ -型 C—C 鍵照前述的方式構成了。這些軌道一共被 12 個價電子中的 10 個所佔據。剩下的兩個分子構成一不同型的分子軌道。這個分子軌道並不繞 C—C 鍵軸呈筒形對稱, 而是兩瓣電子雲, 一上一下, 呈鏡像對稱 (mirror symmetrical)。這種軌道稱 π -型 (π -type) 軌道。最後 2 個電子就充滿在這 π -型軌道而構成第 2 個 C—C 鍵。

由於 π -型軌道的對稱性, 使得乙烯 6 個原子躺在一平面上。將分子的一端繞 C—C 鍵軸扭轉將使構成 π 分子軌道的 2 個 $2p$ 軌道分開, 而迫使雙鍵漸漸變成 σ -型單鍵。C=C

sp^3 混成原子軌道可想成與接鄰原子交互作用以構成四個單鍵時的理論上的中間產物。在形成 sp^3 混成軌道時所付出的代價, 即 sp^3 的不穩定性, 可由最後產生的鍵能的額外穩定性予以補償。

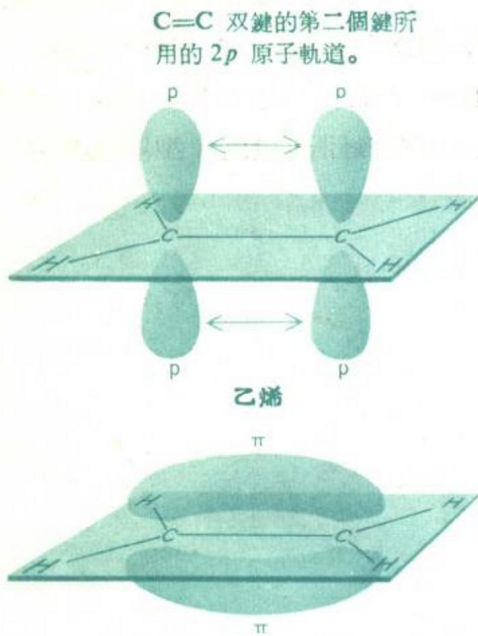


涉及鍵合乙烷分子的原子軌道。



乙烷

乙烷的分子軌道。注意 C—C 單鍵也是呈筒形 σ 對稱的。



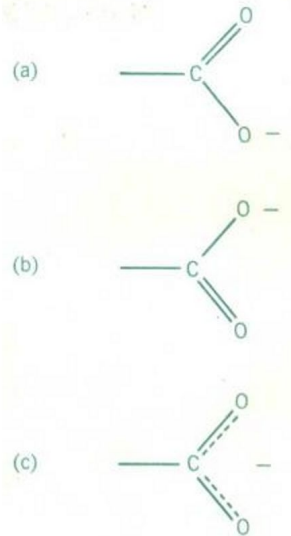
該第二個鍵的電子雲的大略輪廓。注意電子雲並不與 C—C 軸呈筒形對稱。帶有這種互為平面鏡像對稱性的鍵稱 π -型鍵。

雙鍵的鍵能是 147 仟卡/克分子；C—C 單鍵的鍵能是 83 仟卡/克分子。所以把乙烯的一端扭轉 90° ，需 64 仟卡/克分子。

到目前為止，簡單的分子都可用原子之間的單鍵或雙鍵來描述。但事實並不是那麼簡單。例如，當一羧基 (carboxyl group) 解離時，我們猜想其中之一的 C—O 鍵還是雙鍵，1.23 Å 長；另一帶有負電荷的 C—O 鍵是單鍵，為 1.36 Å 長。但事實上，碳酸鹽的結晶構造分析顯示兩個 C—O 鍵是完全一樣的，長度在上兩量之間，為 1.26 Å 長。真正的構造混有單、雙鍵性質，或稱「共振(resonance)」結構。這個術語容易使人誤會，因它暗示在兩個結構間跳動。用這種單鍵-雙鍵的變動的解釋太籠統了。真正的構造應該是具有兩個相等的，比一大，比二小的鍵(見右圖c)，負電荷散佈在整個羧基上，而不是一個固定的原子。兩個鍵都有雙鍵性。本來被拘限在雙鍵的電子現在是不定位 (delocalized)

了。在其他條件不變時，一個電子有較大的空間可游動時，能量較大。(c) 的鍵結構較之 (a) 或 (b) 的都穩定，因為額外地多了 28 仟卡/克分子的「共振穩定能 (resonance stabilized energy)」。

前面的敘述的目的在使我們能明瞭雙鍵或離胺鍵的結構。同樣地，我們也可畫出雙鍵的兩種極端的共振結構模型，真正的結構則介乎這兩種模型之間。一極端(見次頁第二圖) 具 C=O 雙鍵和 C—N 單鍵，在氮原子上有一



解離的羧基的共振模型。a 與 b 所繪是鍵結構的極端形式的模型；c 所觀察到的結構。