

Outlines of
Biochemistry

生物化學

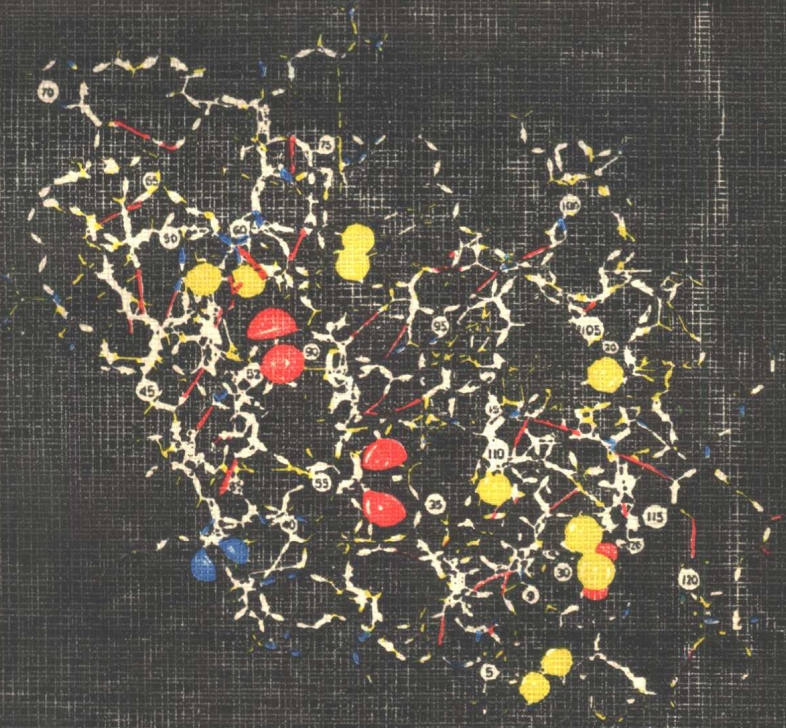
CONN &
STUMPF

4th ed

上册

譯者

潘家寅 潘裕敬



東華書局印行

53747

生物化學

OUTLINES OF BIOCHEMISTRY

FOURTH EDITION

上 册

著 者

Eric E. Conn

P. K. Stumpf

譯 者

潘 家 寅 潘 裕 敬

東華書局印



版權所有·翻印必究

中華民國六十六年七月初版

大學
用書 **生物化學** (全二冊)

上册 定價 新台幣八十元整

(外埠酌加運費滙費)

譯者 潘家寅 潘裕敬
發行人 卓 鑫 森
出版者 臺灣東華書局股份有限公司
臺北市博愛路一〇五號
電話：3819470 郵撥：6481
印刷者 合興印刷廠
臺北市大理街130巷2弄1號

行政院新聞局登記證 局版臺業字第零柒貳伍號
(66029)

第四版序

十五年前，已為本書第一版開始蒐集有關教材。本書之編輯係以加州大學，Berkeley 及 Davis 兩分校講授普通生物化學的經驗為依據。在該時期任何教本能做為大學高級班及非高級班一學期入門課本的還不多。自本書刊行十年之後才有許多其他普通生物化學教本問世，其中不乏在論題的數量上乃至詳盡方面均遠超過本書，而同為相同讀者編訂的教本也有很簡短的。我們所希望的是本書之出版適在此等極端之間做一合理的均衡。

本書每次版本均反映出許多自 1961 年以來生物化學領域中之發展情形。在此時期，生物化學的知識大增，結果使本書由 390 頁增至現在的 609 頁。分子生物學的發展在每次出版中均再行修訂，且對核酸及蛋白質之討論也擴充許多章。有關光合成及氮固定的教材也不斷修訂，務期趕上時代。細胞結構知識的增加，立即使我們增列第一版所沒有的一章，而在 1961 年代幾乎還沒有細胞成分之結構及組成的教材也已增列了。最後，初期的論題——中間代謝——也又加以修訂了，因代謝本身及控制代謝程序均帶來了新的資料。其有關實例即在此第四版中發現的麩氨酸鹽合成酶新資料，而對於 NH_3 之進入有機體組織中這是一個主要反應。

在預備編纂本書第四版及以前數版時，多承使用本書為教本的讀者及同仁的惠愛。尤其感謝在 Davis 分校的生物化學 101AB 班的同學及 I. H. Segel 先生，他在 Davis 分校教授此課程已將近十年了，而每年均有許多有益的建議提供給我們。也感激同仁 G. E. Bruening, R. H. Doi 及 M. R. Villarejo 諸先生；他們校讀過此版新書中之某數章。尤其感激 E. Aaes - Jorgensen 先生也讀完全本書，他和他的同仁 B. Jensen, O. M. Larsson, 及 P. Arends 等先生對改進這次版本提供許多有價值的建議。

最後，我們再度強調本書之編製乃為入門的學生，使其對生物化學中的中間代謝這論題能一以貫之。此論題對於並非主修此課的學生尤屬適宜也。而本書已由英文譯成其他五種語言的版本了。

E. E. Conn、P. K. Stumpf 於加州大學，Davis 分校

譯者序

本書第二版譯本是民國 59 年出版的，多年來在國內為許多人士所採用。其第三版並未及時逐譯，而今之第四版甫於今年五月出版，其中又增添不少新資料，故為爭取時效，儘速由我父子二人分工合作，務期早日脫稿問世，勿為明日黃花。有關生物化學中名詞之命名，現在又多了香港中文大學出版之“英漢生物學名詞彙編”做為參考。也許不會與以往的命名有太大的出入，但求其更為一致與通用耳。

潘家寅 於台灣台北工專
潘裕敬 於美國艾大醫學院
民國六十五年五月廿日

上册目次

第四版序

譯者序

第一篇 生物學化合物之化學	1
第一章 pH 及緩衝劑	3
1-1 引言	3
1-2 水之若干重要性質	3
1-3 質量作用定律	6
1-4 水之離解	7
1-5 pH	8
1-6 Brönsted 酸類	9
1-7 強電解質之離解 (電離)	10
1-8 弱酸之電離作用	11
1-9 弱鹼之電離作用	12
1-10 Henderson-Hassel- balch 方程式	14
1-11 若干代表性問題	15
1-12 滴定曲線	18
1-13 pKa 之測定	21
1-14 緩衝劑	21
1-15 生理緩衝劑	23
1-16 一個緩衝問題	25
第二章 碳水化合物	28
2-1 引言	28
2-2 立體異構性	29
2-3 葡萄糖之結構	38
2-4 單糖類的其他結 構	45
2-5 單糖類的性質	48
2-6 寡糖類	54
2-7 多糖類	57
習題	64
第三章 脂類 (類脂化合物)	66
3-1 引言	66
3-2 脂肪酸類	66
3-3 脂類之分析	71
3-4 命名	71
3-5 鹽基甘油	73
3-6 蠟質	73
3-7 磷脂類	76
3-8 (神經) 鞘類脂物	76

2 生物化學(上)

3-9	乙二醇脂類.....	77	3-12	磷酰.....	81
3-10	萜類.....	78	3-13	脂類之比較分析.....	82
3-11	脂類之功能.....	79		習題.....	84
第四章 氨基酸及蛋白質.....					86
4-1	引言.....	86	4-6	氨基酸之反應.....	96
4-2	分子式.....	87	4-7	簡單的肽類.....	105
4-3	蛋白質中發現的 氨基酸結構.....	88	4-8	蛋白質.....	108
4-4	非蛋白質氨基酸.....	91	4-9	若干定義.....	114
4-5	氨基酸之性質.....	93	4-10	球狀蛋白質.....	118
				習題.....	127
第五章 核酸及其成分.....					129
5-1	引言.....	129		比率之測定.....	143
5-2	嘌呤類及嘧啶類.....	132	5-8	RNA之結構.....	144
5-3	核貳.....	134	5-9	DNA之結構.....	148
5-4	核貳酸.....	135	5-10	DNA之第三結構.....	152
5-5	DNA及RNA.....	137	5-11	病毒.....	153
5-6	核酸之化學.....	139	5-12	核酰.....	155
5-7	核酸中鹽基莫耳			習題.....	156
第六章 生物化學之能學.....					158
6-1	引言.....	158	6-5	反應之偶聯.....	173
6-2	自由能的觀念.....	159	6-6	ΔG 及氧化還原.....	175
6-3	ΔG 之測定.....	160		習題.....	179
6-4	能量豐富之化合物.....	163			

第七章	酶類	181
7-1	引言	181
7-2	酶類之濃度及受 質濃度之效應	182
7-3	多項受質之反應	190
7-4	溫度的效應	193
7-5	pH 之效應	196
7-6	酶類如何催化	197
7-7	特殊性	198
7-8	酶類之抑制劑	201
7-9	別樣立體的酶類 (又稱反效酶類)	208
7-10	輔因素	212
7-11	酶類之爲蛋白質 習題	213 222

第八章 維生素及輔酶 223

8-1	引言	223
8-2	維生素 - 輔酶之 關係	223
8-3	菸鹼胺; 菸酸	226
8-4	核(糖)黃素	233
8-5	雙硫辛酸	239
8-6	生物素	241
8-7	硫胺素	244
8-8	維生素 B ₆ 組群	246
8-9	葉酸	250
8-10	維生素 B ₁₂	256
8-11	泛酸	260
8-12	抗壞血酸, 維生素 C	263
8-13	維生素 A 組群	265
8-14	維生素 D 組群	269
8-15	維生素 E 組群	271
8-16	維生素 K 組群	273
8-17	在生物化學中之金 屬 習題	275 279

第二篇 產能化合物之代謝作用 281

第九章 細胞 - 其生物化學的組織 283

9-1	引言	283
9-2	細胞壁	284
9-3	血漿膜	291
9-4	核	296
9-5	細胞質內之網狀 構造	297

4 生物化學(上)

9-6	線粒體.....	300	9-10	微粒體.....	308
9-7	葉綠體.....	303	9-11	傳遞程序.....	309
9-8	溶酶體.....	305		習題.....	317
9-9	高爾基器官又稱分 散高爾基體.....	307			

第十章 碳水化合物嫌氣的代謝作用..... 319

10-1	引言.....	319	10-8	嫌氣碳水化合物代 謝作用之重要局 面.....	339
10-2	糖酵解：一個定 義.....	320	10-9	糖酵解及生物合 成的中間體.....	342
10-3	酒精發酵作用.....	320	10-10	其他碳水化合物 之利用.....	342
10-4	糖酵解程序的反 應.....	321	10-11	若干碳水化合物之 生物合成.....	351
10-5	ATP 之產生.....	334	10-12	糖酵解之調節.....	355
10-6	全部的能量關係...	334		習題.....	360
10-7	糖酵解程序之逆轉	335			

1

生物學化合物之化學

CHEMISTRY OF
BIOLOGICAL
COMPOUNDS

第一章

pH及緩衝劑

pH and Buffers

目標 本章討論若干水溶液之化學性質，做爲弱電解質電離作用的引介。此教材乃依緩衝系統之陳述，以及各種所與緩衝劑之實例而進行。而在本書之末再說明可電離的化合物及在其結構上 pH 效應的許多實例。

1-1 引言 (Introduction)

生命細胞含有各種數量不等的碳水化合物 (carbohydrates)，脂類化合物 (lipids)，氨基酸 (amino acids)，蛋白質 (proteins)，核酸 (nucleic acids)，核甙酸 (nucleotides) 以及相關之化合物。雖然此等化合物具有幾乎無限大數量的化學結構，然此等化合物的質量却幾乎完全僅由六種元素——碳 (C)，氫 (H)，氧 (O)，氮 (N)，磷 (P)，及硫 (S) 所組成。並且其中兩種元素，氫及氧，造成大多數豐富的細胞性成份， H_2O ，則並未併入以前所列的任何分類中。血漿 (blood plasma) 90% 以上是 H_2O ，肌肉 (muscle) 約含 80% 的 H_2O ，以及其他動植物組織大多數均有超過半數以上 H_2O 的組織成份。

雖然 H_2O 是最豐富的細胞成份，它也是對於生命爲不可或缺的化合物。細胞消費的營養素，此等營養素在氧化作用中所用的氧，以及其產生的廢料產物，均以 H_2O 傳遞之。所以注意這種熟知的，却具意外特性的化學品，它在生命溶劑這項任務中造成最特殊的適合性，這項事實是有用的。

1-2 水之若干重要性質 (Some Important Properties of Water)

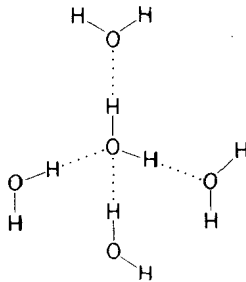
水之許多物理性質都是非常獨特的。試就表 1-1 所列各化合物爲例思考

4 生物化學（上）

之。試以此等化合物與水或以同為優良溶劑性質上或以同具相同數目的電子（等電子的，iso-electronic）上相比較。易見 H_2O 最具有高的沸點，最高的汽化比熱，且其熔點也是此等化合物中最高者。鮑林氏(L. Pauling) 陳述水之特異行為乃以週期表第 VI 屬其他元素之氯化物—— H_2S ， H_2Se 及 H_2Te ——相比較。如此則吾人預言，水之沸點將為 -100° ，而非實際結果之 $+100^\circ$ 矣。

水分子被高度極化，因陰電性的氧原子有將氫原子的電子使之遠離而至氧原子處的傾向，故氫子成為四周繞着正電荷的質子（proton）。因有此極化，水分子行為便像一偶極，而相互間能與正及負離子成方向性的吸引。此性質轉而使水做為溶劑時乃具不尋常的能力。在一結晶格子中正或負離子能以偶極的水分子接近，且帶入溶液中。一俟在溶液內，正及負電荷之離子均將被水分子之保護層（protective layers）所包圍，因此在此等相反電荷離子間之相互作用將隨之減弱。

H_2O 之高沸點及熔點及其高蒸發熱都是鄰近的水分子間以所謂的氫鍵（hydrogen bonding）相互作用而產生的結果。簡短的說，氫鍵一項乃涉及與一氫原子的相互作用，即一陰電性原子與第二個陰電性原子做共價的鍵聯。對於氫原子與第二個陰電性原子藉該原子非鍵合電子對相結合，於是有一種能量約為 4.5 kcal/mole 的弱鍵產生（在生物化學物料中有二原子大多數普遍涉及氫鍵中者為氮 N，及氧 O）。在液態水中水分子的小的“瞬變鏈”（transient chains）即由此種作用發生。



要斷裂氫鍵（ $4-10 \text{ kcal/mole}$ ）所需之能量比斷裂一條 O—H 共價鍵所需要的小很多，且在溶液中氫鍵容易斷裂及形成的。用水的氫鍵加成效應為解釋 H_2O 之許多不尋常的性質主要因素。故沸騰水及熔解水需要額外的

能量極可能歸因於蔓延性的氫鍵。

水之其他不尋常性質使之對有生命之機構為一理想的介質。因此 H_2O 之特殊的比熱——一克之水由 15° 升至 16° 所需之卡路里數——為 1.0，要比多種溶劑的（例如乙醇之 0.58；甲醇，0.6；丙酮，0.53；氯仿 0.25；及乙酸乙酯 0.46）顯然特別高。僅液態氨最高為 1.12，一物質之比熱愈高則當一定量的熱量被吸收時，影響溫度之變化愈小，故水在生命機構中能保持溫度在相當的恒定情況。亦即水之此種性質使地球上之海洋成為一種對生命起源及原始形態進化的理想環境。

水之汽化熱已如前述是不尋常的高。對水而言其比汽化熱（每克水汽化時所吸收之熱量）在沸點時為 540 卡，溫度愈低時其值愈高。此高值在生命機構中維持恒定溫度時亦非常有用。因大量的熱可由水之汽化而消失了。

H_2O 之高熔化熱（80 cal/g，而乙醇為 25，甲醇為 22， H_2S 為 17，及丙酮為 23），在穩定生物體上也有其重要性。在細胞中之水在高等生命形態中鮮有冷凍的。因在冷凍時由 H_2O 放出熱量乃冬季使水溫的實際降低量減少之主要因素。蓋一克之水凍結成冰其放出之熱量為 80 cal/g 乃由 $1^\circ C$ 至 $0^\circ C$ 時之 80 倍。

表1-1 水與其他化合物之若干物理性質

化合物	熔點 ($^\circ C$)	沸點 ($^\circ C$)	汽化熱 (cal/g)	比熱 (cal/g)	溶解熱 (cal/g)
H_2O	0	100	540	1.000	80
乙醇	-114	78	204	0.581	24.9
甲醇	-98	65	263	0.600	22
丙酮	-95	56	125	0.528	23
乙酸乙酯	-84	77	102	0.459	—
氯仿	-63	61	59	0.226	—
NH_3	-78	-33	327	1.120	84
H_2S	-83	-60	132	—	16.7
HF	-92	19	360	—	54.7

在生命體中 H_2O 之性質另一實例乃水之比重在 $4^\circ C$ 時為一最大值。因之， H_2O 在固態即冰狀時比重較低而膨脹。此現象雖甚罕見，但在生物學上的重要性已發覺。若冰較水重，則將見容器之底部先凍結。意謂海洋，湖泊及池沼均將先由底部漸漸向上凍結，一旦凍結則將極難融化矣。如此情況下，將

6 生物化學（上）

發現對水中居住的生物十分不適宜。事實上溫暖之液態水流向任何上有浮冰的湖泊及海洋的底部，故熱可來自外在環境中，可到達冰處且融化之。

至於其他之性質如高的表面張力及高的介電常數均在生物學上十分重要。學生可參閱 L. J. Henderson 所著之“*The Fitness of the Environment*”（環境之適應）一書，其中討論此問題更為詳盡，且着重 pH，蓋 pH 為水溶液中之氫離子(H⁺)之量，是一適宜之表示法。如此，要溫習質量作用定律及水之離子產物。

1-3 質量作用定律（The Law of Mass Action）

對於反應



二反應物（reactant）A 及 B 化合為二生成物（product）C 及 D。可寫出下式：

$$K_{eq} = \frac{C_C \cdot C_D}{C_A \cdot C_B} \quad (1-2)$$

此即質量作用定律之表示式，引用於反應 1-1 可陳述：在平衡時，一化學反應生成各質之濃度的乘積除以反應中各反應物之濃度的乘積，為一常數稱之謂平衡常數 K_{eq} 。此常數在任何指定溫度下是固定不變的。若此反應中之任一單獨成份之濃度有變化時，則至少另一成份之濃度為了配合由 K_{eq} 所控制之平衡狀態而有所改變。

為精確計，應在反應物及生成物之濃度與此等反應物之“活動度”（activity）或“有效濃度”（effective concentration）間加以區別。早已知悉一質之濃度在一化學反應中未必總是確切的有其活動度。尤有進者，在反應物濃度甚大時則其行為愈呈相反性質。在此情況下，反應物之各個單獨質點可能互相間呈顯吸引作用，或在發生反應之溶劑中與溶劑相吸引。另一方面，在稀薄溶液或低濃度溶液中則此相互間作用小至可以忽略不計。為更正濃度及有效濃度間之差別，可導入“活動度係數 r ”（activity coefficient r ），故有：

$$a_A = C_A \times \gamma \quad (1.3)$$

此處 a_A 關係於活動度，且 C_A 關係於該質之濃度係數並非是一個固定的量，乃是繫於所考慮時之情況，而有所變更。在稀薄之濃度中活動度係數趨近於一單位，因雖然有任何溶質-溶質間之作用，但此時此作用力極微弱。在無限稀薄時，活動度及濃度均相同。本書之目標，往往不在活動度及濃度間加以區分，勿寧仍使用濃度為宜。因反應物在許多生物化學反應中均為十分低的濃度，故並無嚴重的偏差也。此外 H^+ 濃度在大多數生物組織中約為 10^{-7} mole/liter，如此濃度中活動度係數幾為一單位。

1-4 水之離解 (Dissociation of Water)

水為一弱電解質 (weak electrolyte) 僅解離出微少的 H^+ 及 OH^- 離子：



對此反應式之平衡常數已正確測得，在 $25^\circ C$ 時其值為 1.8×10^{-16} ，即

$$K_{eq} = \frac{C_{H^+} C_{OH^-}}{C_{H_2O}} = 1.8 \times 10^{-16}$$

純水之濃度 (C_{H_2O}) 可計算得 $1000/18$ 或 55.5 moles/liter。因在稀薄水溶液中 H_2O 之濃度與純水時實質上並無變化，故可視為一常數。往往與水之離解式相聯合，即：

$$\begin{aligned} C_{H^+} C_{OH^-} &= 1.8 \times 10^{-16} \times 55.5 = 1.01 \times 10^{-14} \\ &= K_w = 1.01 \times 10^{-14} \end{aligned} \quad (1.5)$$

在 $25^\circ C$ 。

此新常數 K_w 為水之離子乘積，表示在水溶液中 H^+ 及 OH^- 離子濃度間之關係；例如此關係可用以求計在純水中 H^+ 之濃度。為求計此值，設 x 等於 H^+ 之濃度，因在純水中一 OH^- 之產生必同時由一水分子之離解而形成一 H^+ ，故 x 亦必等於 OH^- 之濃度。各值代入方程式 1-5，則有

8 生物化學 (上)

$$\begin{aligned}x \cdot x &= 1.01 \times 10^{-14} \\x^2 &= 1.01 \times 10^{-14} \\x = C_{H^+} = C_{OH^-} &= 1.0 \times 10^{-7} \text{ mole/liter}\end{aligned}$$

1-5 pH

Sørensen 氏於 1909 年倡立 pH 一詞，乃一適當之方式，將 H^+ 濃度以一對數函數表示之。pH 之定義為：

$$pH = \log \frac{1}{a_{H^+}} = -\log a_{H^+} \quad (1-6)$$

此處 a_{H^+} 訂為 H^+ 之活動度，在本書中活動度及濃度間未做區別，故：

$$pH = \log \frac{1}{[H^+]} = -\log [H^+] \quad (1-7)$$

再者，為指明其為濃度，採用中括弧 [] 標識之。故 H^+ 之濃度 (C_{H^+}) 可以 $[H^+]$ 表示之。由如下之例可指陳活動度與濃度間之差別。0.1 M HCl 之 pH 用 pH 計 (pH meter) 測出為 1.09。將此值代入方程式 1-6，則 pH 計 (pH meter) 所測者為活動度而非濃度 (參見附錄 2)。

$$\begin{aligned}1.09 &= \log \frac{1}{a_{H^+}} \\a_{H^+} &= 10^{-1.09} \\a_{H^+} &= \text{antilog } \bar{2}.91 \\a_{H^+} &= 8.1 \times 10^{-2} \text{ mole/liter}\end{aligned}$$

因在 0.1 M HCl 中 H^+ 之濃度為 0.1 mole/liter。故其活動係數 γ 可求得為：

$$\begin{aligned}\gamma &= \frac{a_{H^+}}{[H^+]} \\&= \frac{0.081}{0.1} \\&= 0.81\end{aligned}$$