

面向 21 世纪课程教材
Textbook Series for 21st Century

生物化学

第三版 下册

王镜岩 朱圣庚 徐长法 主编



A0967647



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

内 容 提 要

本书是教育部“高等教育面向 21 世纪教学内容和课程体系改革计划”项目研究成果,是教育部推荐的“面向 21 世纪课程教材”,同时也是“九五”国家级重点教材。

全书共 40 章,上册为第 1~18 章,包括糖类、脂质、蛋白质、核酸、酶、维生素和辅酶、抗生素、激素和生物膜等。下册为第 19~40 章,包括代谢总论、生物氧化、糖代谢、脂质代谢、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、物质跨膜运输、生物固氮和光合作用等。每章都附有提要和习题,书后附有生物化学常用名词英汉对照、名词缩写、索引等,以便读者学习。本书吸收了生物化学国际、国内的最新进展,内容丰富,图文并茂,章节仍按“先静态、后动态”组织编排,符合国内的教学习惯,便于教师教学使用和学生自学。

本书是国内内容最为丰富的基础生物化学教材,适合于综合性院校、农林院校、医学院校及师范院校的生命科学类专业及相关专业的本科生使用,也可供教师、研究生及科研工作人员使用。

图书在版编目(CIP)数据

生物化学. 下册/王镜岩等主编.—3 版.—北京:高等教育出版社,2002.8

ISBN 7-04-011089-X

I. 生… II. 王… III. 生物化学-高等学校-教材 IV. Q5

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 046096 号

生物化学(第三版)(下册)

王镜岩 朱圣庚 徐长法 主编

出版发行 高等教育出版社

社 址 北京市东城区沙滩后街 55 号

邮政编码 100009

传 真 010-64014048

经 销 新华书店北京发行所

印 刷 北京民族印刷厂

开 本 850×1168 1/16

印 张 43.75

字 数 1 350 000

购书热线 010-64054588

免费咨询 800-810-0598

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

<http://www.hep.com.cn>

版 次 1980 年 4 月第 1 版

2002 年 8 月第 3 版

印 次 2002 年 8 月第 1 次印刷

定 价 59.40 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

深切怀念我们的导师

——敬爱的沈同教授

《生物化学》(第三版)编写人员

主 编 王镜岩 朱圣庚 徐长法

编著者 (各章及编写人员)

第 1~7 章 徐长法

第 8~11 章 张庭芳

第 12~15 章 朱圣庚

第 16 章 徐长法 唐建国

第 17 章 俞梅敏 唐建国

第 18 章 杨福愉

第 19 章 王镜岩 文重

第 20 章 王镜岩

第 21 章 黄有国 张旭家

第 22~26 章 王镜岩

第 27 章 徐长法 王兰仙

第 28~29 章 文重 王镜岩

第 30~31 章 王镜岩 文重

第 32 章 唐建国

第 33~37 章 朱圣庚

第 38 章 唐建国

第 39~40 章 朱圣庚

目 录

第 19 章 代谢总论	(1)	(六) 能量学用于生物化学反应中 的一些规定	(32)
一、分解代谢与合成代谢	(1)	(七) $\Delta G^0'$ 、 ΔG 以及平衡常数计算 的举例	(32)
二、能量代谢在新陈代谢中的重要地位	(2)	三、高能磷酸化合物	(34)
三、辅酶 I 和辅酶 II 的递能作用	(3)	(一) 高能磷酸化合物的概念	(34)
四、FMN 和 FAD 的递能作用	(3)	(二) 高能磷酸化合物及其他高能化合物 的类型	(34)
五、辅酶 A 在能量代谢中的作用	(4)	(三) ATP 的结构特性	(36)
六、新陈代谢的调节	(5)	(四) 细胞内影响 ATP 自由能释放 的因素	(38)
七、代谢中常见的有机反应机制	(5)	(五) ATP 在能量转运中的地位和作用	(39)
(一) 基团转移反应 (group - transfer reaction)	(7)	(六) 磷酸肌酸和磷酸精氨酸 及其他贮能物质	(40)
(二) 氧化反应和还原反应 (oxidation and reduction)	(9)	(七) ATP 断裂形成 AMP 和焦磷酸 的作用	(41)
(三) 消除、异构化及重排反应	(10)	(八) ATP 以外的其他核苷三磷酸 的递能作用	(41)
(四) 碳 - 碳键的形成与断裂反应	(12)	(九) ATP 系统的动态平衡	(42)
八、新陈代谢的研究方法	(15)	提要	(43)
(一) 使用酶的抑制剂	(16)	习题	(44)
(二) 利用遗传缺欠症研究代谢途径	(17)	主要参考书目	(45)
(三) 气体测量法 (manometric method)	(18)	第 21 章 生物膜与物质运输	(46)
(四) 同位素示踪法	(18)	一、被动运输与主动运输	(46)
(五) 核磁共振波谱法	(20)	(一) 被动运输 (passive transport)	(46)
提要	(21)	(二) 主动运送 (active transport)	(46)
习题	(22)	二、小分子物质的运输	(47)
主要参考书目	(22)	(一) Na^+ 和 K^+ 的运输	(49)
第 20 章 生物能学	(23)	(二) Ca^{2+} 的运输	(51)
一、有关热力学的一些基本概念	(23)	(三) 三类驱动离子的 ATP 酶	(52)
(一) 体系的概念、性质和状态	(23)	(四) 阴离子运输 (anion transport)	(53)
(二) 能的两种形式——热与功	(23)	(五) 糖和氨基酸的运送	(53)
(三) 内能和焓的概念	(23)	(六) ATP/ADP 交换体 (ATP/ADP exchanger)	(54)
(四) 热力学第一定律 (first law of thermodynamics)	(24)	三、生物大分子的跨膜运输	(55)
(五) 化学能的转化	(25)	(一) 胞吐作用	(55)
(六) 热力学第二定律和熵的概念	(25)	(二) 胞吞作用	(56)
(七) 自由能的概念	(26)	四、离子载体 (ionophores)	(58)
二、化学反应中自由能的变化和意义	(28)	(一) 缬氨霉素	(58)
(一) 化学反应的自由能变化公式	(28)	(二) “A23187”载体	(59)
(二) 标准自由能变化和化学平衡 的关系	(28)	(三) 尼日利亚菌素	(59)
(三) 标准生成自由能及其应用	(30)	(四) 短杆菌肽 A	(59)
(四) 偶联化学反应标准自由能变化 的可加性及其意义	(31)		
(五) 化学反应和自由能关系 的进一步说明	(32)		

五、生物膜运输的分子机制	(60)	提要	(89)
(一) 移动性载体模型	(60)	习题	(90)
(二) 孔道或通道模型	(60)	主要参考书目	(90)
(三) 构象变化假设	(60)	第 23 章 柠檬酸循环	(92)
提要	(62)	一、丙酮酸进入柠檬酸循环的准备阶段	
习题	(62)	——形成乙酰 - CoA	(92)
主要参考书目	(62)	(一) 催化丙酮酸转变为乙酰 - CoA	
第 22 章 糖酵解作用	(63)	的反应步骤	(93)
一、糖酵解作用的研究历史	(63)	(二) 对丙酮酸脱氢酶复合体结构	
二、糖酵解过程概述	(65)	和装配的深入探讨	(95)
三、糖酵解和酒精发酵的全过程图解	(66)	(三) 丙酮酸脱氢酶复合体催化反应	
四、糖酵解第一阶段的反应机制	(66)	的简单图解	(96)
(一) 葡萄糖的磷酸化	(66)	(四) 砷化物对硫辛酰胺的毒害作用	(96)
(二) 葡萄糖 - 6 - 磷酸异构化形成		(五) 丙酮酸脱氢酶复合体的调控	(96)
果糖 - 6 - 磷酸	(69)	二、柠檬酸循环概貌	(97)
(三) 果糖 - 6 - 磷酸形成果糖 - 1,6 -		三、柠檬酸循环的反应机制	(98)
二磷酸	(71)	(一) 草酰乙酸(oxaloacetate)与乙酰 - CoA	
(四) 果糖 - 1,6 - 二磷酸转变为甘油		缩合(condense)形成柠檬酸	(98)
醛 - 3 - 磷酸和二羟丙酮磷酸	(72)	(二) 柠檬酸异构化形成异柠檬酸	(100)
(五) 二羟丙酮磷酸转变为		(三) 异柠檬酸氧化形成 α - 酮戊二酸	(101)
甘油醛 - 3 - 磷酸	(72)	(四) α - 酮戊二酸氧化脱羧形成	
五、酵解第二阶段——放能阶段		琥珀酰 - CoA	(103)
的反应机制	(74)	(五) 琥珀酰 - CoA 转化成琥珀酸	
(一) 甘油醛 - 3 - 磷酸氧化成		并产生一个高能磷酸键	(103)
1,3 - 二磷酸甘油酸	(74)	(六) 琥珀酸脱氢形成延胡索酸	(104)
(二) 1,3 - 二磷酸甘油酸转移高能磷酸		(七) 延胡索酸水合形成 L - 苹果酸	(105)
基团形成 ATP	(76)	(八) L - 苹果酸脱氢形成草酰乙酸	(106)
(三) 3 - 磷酸甘油酸转变为		四、柠檬酸循环的化学总结算	(107)
2 - 磷酸甘油酸	(77)	五、柠檬酸循环的调控	(108)
(四) 2 - 磷酸甘油酸脱水生成		(一) 柠檬酸循环本身制约系统的调节	(108)
磷酸烯醇式丙酮酸	(78)	(二) ATP、ADP 和 Ca^{2+} 对柠檬酸循环	
(五) 磷酸烯醇式丙酮酸转变为		的调节	(109)
丙酮酸并产生一个 ATP 分子	(79)	六、柠檬酸循环的双重作用	(110)
六、由葡萄糖转变为两分子丙酮酸能量转变		七、柠檬酸循环的发现历史	(111)
的估算	(80)	提要	(111)
七、丙酮酸的去路	(81)	习题	(112)
(一) 生成乳酸	(81)	主要参考书目	(112)
(二) 生成乙醇	(82)	第 24 章 生物氧化——电子传递	
八、糖酵解作用的调节	(83)	和氧化磷酸化作用	(114)
(一) 磷酸果糖激酶是关键酶	(83)	一、氧化 - 还原电势	(114)
(二) 果糖 - 2,6 - 二磷酸对酵解		(一) 氧化 - 还原电势	(114)
的调节作用	(84)	(二) 生物体中某些重要	
(三) 己糖激酶和丙酮酸激酶对糖酵解		的氧化 - 还原电势	(116)
的调节作用	(85)	(三) 电势和自由能的关系	(117)
九、其他六碳糖进入糖酵解途径	(85)	(四) 标准电动势和平衡常数的关系	(118)
(一) 果糖	(85)	二、电子传递和氧化呼吸链	(118)
(二) 半乳糖	(87)	(一) 电子传递过程	(118)
(三) 甘露糖	(89)	(二) 呼吸链概念的建立	(119)

(三) 电子传递链	(119)	四、糖原代谢的调控	(187)
(四) 电子传递链各个成员	(121)	(一) 糖原磷酸化酶的调控机制	(187)
(五) 电子传递的抑制剂	(128)	(二) 对糖原合酶的调控	(189)
三、氧化磷酸化作用	(129)	(三) 肝脏中糖原代谢调控的特殊性	(189)
(一) 线粒体的结构	(129)	(四) 激素对糖原代谢的调节和激素效应	
(二) 氧化磷酸化作用机制	(130)	的级联放大系统	(190)
(三) 质子梯度的形式	(132)	(五) G 蛋白及其对激素信号的	
(四) ATP 合成机制	(134)	传递作用	(193)
(五) 氧化磷酸化的解偶联和抑制	(137)	(六) 糖原累积症	(194)
(六) 细胞溶胶内 NADH 的再氧化	(139)	提要	(194)
(七) 氧化磷酸化的调控	(140)	习题	(195)
(八) 葡萄糖彻底氧化的总结算	(141)	主要参考书目	(195)
(九) 氧的不完全还原	(142)	第 27 章 光合作用	(197)
提要	(144)	一、光合作用的概况	(197)
习题	(145)	(一) 光合作用的发现	(197)
主要参考书目	(146)	(二) 光合作用的场所——叶绿体	(198)
第 25 章 戊糖磷酸途径和糖的		(三) 光合作用的总过程	(198)
其他代谢途径	(147)	(四) 光的本性	(200)
一、戊糖磷酸途径	(147)	二、叶绿素的光反应性:光吸收	(201)
(一) 戊糖磷酸途径的发现	(147)	(一) 叶绿素吸收光能	(201)
(二) 戊糖磷酸途径的主要反应	(147)	(二) 辅助色素扩展光吸收的范围	(202)
(三) 戊糖磷酸途径反应速度的调控	(151)	(三) 叶绿素在膜上被组织成光合单位	(204)
(四) 戊糖磷酸途径的生物学意义	(153)	(四) 叶绿素通过激子传递把吸收	
二、糖的其他代谢途径	(154)	的能量汇集到作用中心	(204)
(一) 葡糖异生作用	(154)	三、光驱动电子流:中心光化学事件	(205)
三、葡萄糖出入动物细胞的特殊运载机构	(158)	(一) 光合细菌只有一个光化学	
四、乙醛酸途径	(159)	作用中心	(205)
五、寡糖类的生物合成和分解	(161)	(二) 高等植物和藻类具有两个光系统	(208)
(一) 概论	(161)	(三) 放氧光合生物中光作用中心	
(二) 乳糖的生物合成和分解	(162)	的结构	(210)
(三) 糖蛋白的生物合成	(164)	(四) 真核光合电子传递的 Z 图式	(211)
(四) 糖蛋白糖链的分解代谢	(173)	(五) 水的光解与放氧	(213)
提要	(173)	(六) PS I 和 PS II 在类囊体膜上的定位	(214)
习题	(174)	四、光驱动的 ATP 合成:光合磷酸化	(215)
主要参考书目	(175)	(一) 电子传递与光合磷酸化相偶联	(215)
第 26 章 糖原的分解和生物合成	(176)	(二) 光合磷酸化的机制——化学渗透	(216)
一、糖原的生物学意义	(176)	(三) 循环和非循环光合磷酸化	(217)
二、糖原的降解(glycogen breakdown)	(176)	(四) 盐细菌的光合磷酸化	(217)
(一) 糖原磷酸化酶	(177)	(五) 光合作用中能量的利用效率	(218)
(二) 糖原脱支酶(glycogen debranching enzyme)		五、暗反应:CO ₂ 固定	(218)
(包括糖基转移酶)	(180)	(一) CO ₂ 固定与核酮糖-1,5-二	
(三) 磷酸葡萄糖变位酶(phosphoglucosmutase)		磷酸羧化酶/加氧酶	(218)
的作用	(181)	(二) Calvin 循环	(220)
(四) 葡萄糖-6-磷酸酶	(182)	(三) CO ₂ 固定的调节	(222)
三、糖原的生物合成	(183)	六、光呼吸和 C ₄ 途径	(224)
(一) 糖原生物合成的研究经历了缓慢		(一) 核酮糖二磷酸加氧酶反应:	
的历程	(183)	光呼吸	(224)
(二) 催化糖原合成的三种酶	(183)	(二) CO ₂ 固定的 C ₄ 途径	(225)

(三) 景天酸代谢	(227)	二、脂类的合成	(258)
提要	(227)	(一) 脂肪酸的生物合成	(258)
习题	(228)	(二) 其他脂类的生物合成	(267)
主要参考书目	(229)	提要	(297)
第 28 章 脂肪酸的分解代谢	(230)	习题	(298)
一、脂质的消化、吸收和传送	(230)	主要参考书目	(298)
(一) 脂肪的消化发生在脂质 - 水		第 30 章 蛋白质降解和氨基酸	
的界面处	(231)	的分解代谢	(299)
(二) 胆汁盐促进脂类在小肠中被吸收 ..	(231)	一、蛋白质的降解	(299)
(三) 吸收	(232)	(一) 蛋白质降解的特性	(299)
二、脂肪酸的氧化	(232)	(二) 蛋白质降解的反应机制	(300)
(一) 脂肪酸的活化	(232)	(三) 机体对外源蛋白质的需要	
(二) 脂肪酸转入线粒体	(233)	及其消化作用	(302)
(三) β -氧化	(234)	二、氨基酸分解代谢	(303)
(四) 脂肪酸氧化是高度的放能过程	(238)	(一) 氨基酸的脱氨基作用	(303)
三、不饱和脂肪酸的氧化	(240)	(二) 氧化脱氨基作用: 谷氨酸脱氢酶	(306)
(一) 不饱和脂肪酸的氧化	(240)	(三) 其他的脱氨基作用	(306)
(二) 奇数碳原子脂肪酸		(四) 联合脱氨基作用(transdeamination) ..	(307)
的氧化生成丙酰 - CoA	(240)	(五) 氨基酸的脱羧基作用	(308)
(三) 脂肪酸还可发生 α -或 ω -氧化 ..	(243)	(六) 氨的命运	(308)
四、酮体	(243)	三、尿素的形成	(310)
(一) 乙酰 - CoA 的代谢结局	(243)	(一) 尿素循环的发现	(310)
(二) 肝脏中酮体的形成	(244)	(二) 尿素循环	(311)
(三) 肝外组织使用酮体作为燃料	(245)	(三) 尿素循环的调节	(313)
五、磷脂的代谢	(245)	四、氨基酸碳骨架的氧化途径	(314)
(一) 膜结构脂类——磷脂和糖脂	(245)	(一) 形成乙酰 - CoA 的途径	(315)
(二) 磷酸甘油酯是磷脂酸的衍生物	(245)	(二) α -酮戊二酸途径	(320)
(三) 磷脂的代谢	(247)	(三) 形成琥珀酰 - CoA 的途径	(325)
六、鞘脂类的代谢	(248)	(四) 形成延胡索酸途径	(326)
(一) 鞘磷脂	(248)	(五) 形成草酰乙酸途径	(326)
(二) 鞘糖脂	(249)	五、生糖氨基酸和生酮氨基酸	(329)
七、甾醇的代谢	(251)	六、由氨基酸衍生的其他重要物质	(329)
(一) 概论	(251)	(一) 氨基酸与一碳单位	(329)
(二) 胆固醇的代谢	(251)	(二) 氨基酸与生物活性物质	(332)
八、脂肪酸代谢的调节	(253)	七、氨基酸代谢缺陷症	(336)
(一) 脂肪酸进入线粒体的调控	(254)	提要	(338)
(二) 心脏中脂肪酸氧化的调节	(254)	习题	(338)
(三) 激素对脂肪酸代谢的调节	(254)	主要参考书目	(339)
(四) 根据机体代谢需要的调控	(255)	第 31 章 氨基酸及其重要衍生物	
(五) 长时间膳食的改变导致相关酶水平		的生物合成	(340)
的调整	(255)	一、概论	(340)
提要	(255)	二、脂肪族氨基酸的生物合成	(343)
习题	(256)	(一) 谷氨酸族氨基酸的生物合成: L-谷	
主要参考书目	(256)	氨酸, L-谷氨酰胺, L-脯氨酸	(343)
第 29 章 脂类的生物合成	(257)	(二) 天冬氨酸族的生物合成: L-天	
一、贮存脂肪	(257)	冬氨酸, L-天冬酰胺, L-甲硫氨酸,	
(一) 贮存脂肪	(257)	L-苏氨酸	(347)
(二) 脂肪肝	(257)	(三) 丙酮酸族的生物合成: L-丙氨酸、	

L-缬氨酸、L-亮氨酸	(353)	(三) 脱氧核糖核苷酸的合成	(398)
(四) 丝氨酸族的生物合成:L-丝氨酸、 L-甘氨酸、L-半胱氨酸的生物合 成及固硫作用	(353)	三、辅酶核苷酸的生物合成	(401)
三、芳香族氨基酸及组氨酸的生物合成	(356)	(一) 烟酰胺核苷酸的合成	(401)
(一) 苯丙氨酸、酪氨酸及色氨酸 的生物合成	(356)	(二) 黄素核苷酸的合成	(402)
(二) 组氨酸的生物合成	(359)	(三) 辅酶 A 的合成	(402)
四、氨基酸生物合成的调节	(361)	提要	(404)
(一) 通过终端产物对氨基酸生物合成 的抑制	(361)	习题	(404)
(二) 通过酶生成量的改变调节氨基酸 的生物合成	(362)	主要参考书目	(405)
五、氨基酸转化为其他氨基酸 及其他代谢物	(363)	第 34 章 DNA 的复制和修复	(406)
(一) 氧化氮的形成	(363)	一、DNA 的复制	(406)
(二) 谷胱甘肽 (glutathion)	(363)	(一) DNA 的半保留复制	(406)
(三) 肌酸 (creatine) 的生物合成	(365)	(二) DNA 复制的起点和方式	(408)
(四) 卟啉 (porphyrin), 血红蛋白 (Heme) 的生物合成	(366)	(三) DNA 聚合反应有关的酶	(410)
(五) 短杆菌肽 S (gramicidin S)	(372)	(四) DNA 的半不连续复制	(418)
(六) D-氨基酸的形成	(375)	(五) DNA 复制的拓扑性质	(419)
提要	(375)	(六) DNA 复制的过程	(421)
习题	(375)	(七) 真核生物 DNA 的复制	(424)
主要参考书目	(376)	二、DNA 的损伤修复	(427)
第 32 章 生物固氮	(377)	(一) 错配修复	(428)
一、生物固氮作用及固氮生物类型	(377)	(二) 直接修复	(428)
(一) 根瘤菌与豆科植物根的共生	(378)	(三) 切除修复	(429)
(二) 自生固氮微生物	(379)	(四) 重组修复	(430)
二、固氮酶的结构与功能研究	(379)	(五) 应急反应 (SOS) 和易错修复	(431)
三、固氮的基因表达调控	(382)	三、DNA 的突变	(432)
(一) 自身固氮	(382)	(一) 突变的类型	(432)
(二) 共生固氮	(383)	(二) 诱变剂的作用	(432)
四、生物固氮的基因工程	(384)	(三) 诱变剂和致癌剂的检测	(435)
(一) 使非豆科植物转变为固氮作物	(384)	提要	(435)
(二) 提高现有固氮作物的固氮能力	(385)	习题	(436)
提要	(386)	主要参考书目	(437)
习题	(386)	第 35 章 DNA 的重组	(438)
主要参考书目	(386)	一、同源重组	(438)
第 33 章 核酸的降解和核苷酸代谢	(387)	(一) Holliday 模型	(438)
一、核酸和核苷酸的分解代谢	(387)	(二) 细菌的基因转移与重组	(440)
(一) 核酸的解聚作用	(387)	(三) 重组有关的酶	(441)
(二) 核苷酸的降解	(388)	二、特异位点重组	(443)
(三) 嘌呤碱的分解	(388)	三、转座重组	(447)
(四) 嘧啶碱的分解	(389)	(一) 细菌的转座因子	(448)
二、核苷酸的生物合成	(391)	(二) 真核生物的转座因子	(451)
(一) 嘌呤核糖核苷酸的合成	(391)	提要	(452)
(二) 嘧啶核糖核苷酸的合成	(396)	习题	(453)
		主要参考书目	(454)
		第 36 章 RNA 的生物合成和加工	(455)
		一、DNA 指导下 RNA 的合成	(455)
		(一) DNA 指导的 RNA 聚合酶	(455)
		(二) 启动子和转录因子	(459)
		(三) 终止子和终止因子	(564)
		(四) 转录的调节控制	(466)

(五) RNA 生物合成的抑制剂	(469)	的合成	(527)
二、RNA 的转录后加工	(472)	(五) 翻译开始于 mRNA 与核糖体	
(一) 原核生物中 RNA 的加工	(472)	的结合	(527)
(二) 真核生物中 RNA 的一般加工	(475)	(六) 蛋白质因子帮助的蛋白质	
(三) RNA 的拼接、编辑和再编码	(478)	合成起始	(528)
(四) RNA 生物功能的多样性	(488)	(七) 在氨基酸的掺入过程中有 3 个重复	
(五) RNA 的降解	(491)	的延伸反应	(528)
三、在 RNA 指导下 RNA 和 DNA 的合成	(491)	(八) 核糖体反应中 GTP 的作用	(530)
(一) RNA 的复制	(491)	(九) 翻译的终止需要释放因子	
(二) RNA 的逆转录	(493)	和终止密码子的参加	(531)
(三) 逆转座子的种类和作用机制	(498)	(十) 核糖体在翻译中能跳跃式读码	(531)
提要	(501)	(十一) 蛋白质合成的抑制剂	(531)
习题	(503)	三、蛋白质的运输及翻译后修饰	(533)
主要参考书目	(503)	(一) 蛋白质通过其信号肽	
第 37 章 遗传密码	(504)	引导到目的地	(533)
一、DNA 是遗传信息的携带分子	(504)	(二) 一些线粒体叶绿体蛋白质	
(一) 细胞含有恒定量的 DNA	(504)	是翻译完成后被运输的	(534)
(二) DNA 是细菌的转化因子	(505)	(三) 分泌型的真核蛋白在内质网	
(三) 病毒是游离的遗传因子	(506)	(endoplasmic reticulum, ER) 内合成	(535)
二、RNA 传递和加工遗传信息	(506)	(四) 高尔基体中多肽的糖基化修饰	
(一) RNA 的拼接	(507)	及多肽的分类	(536)
(二) RNA 的编辑	(507)	(五) 大肠杆菌蛋白质在翻译	
(三) RNA 的译码和再编码	(507)	的同时也在被运输	(536)
三、遗传密码的破译	(508)	提要	(536)
四、遗传密码的基本特性	(511)	习题	(537)
(一) 密码的基本单位	(511)	主要参考书目	(537)
(二) 密码的简并性	(512)	第 39 章 细胞代谢与基因表达调控	(538)
(三) 密码的变偶性	(512)	一、细胞代谢的调节网络	(538)
(四) 密码的通用性和变异性	(513)	(一) 代谢途径交叉形成网络	(538)
(五) 密码的防错系统	(515)	(二) 分解代谢和合成代谢的单向性	(540)
提要	(515)	(三) ATP 是通用的的能量载体	(541)
习题	(516)	(四) NADPH 以还原力形式携带能量	(541)
主要参考书目	(516)	(五) 代谢的基本要略在于形成 ATP、还原力	
第 38 章 蛋白质合成及转运	(517)	和构造单元以用于生物合成	(542)
一、蛋白质合成的分子基础	(518)	二、酶活性的调节	(543)
(一) mRNA 是蛋白质合成的模板	(519)	(一) 酶促反应的前馈和反馈	(544)
(二) tRNA 转运活化的氨基酸		(二) 产能反应与需能反应的调节	(545)
至 mRNA 模板上	(520)	(三) 酶活性的特异激活剂和抑制剂	(547)
(三) 核糖体是蛋白质合成的工厂	(522)	(四) 蛋白酶解对酶活性的影响	(548)
二、翻译的步骤	(524)	(五) 酶的共价修饰与连续激活	(548)
(一) 氨酰 - tRNA 合成酶帮助使氨基酸结合		三、细胞结构对代谢途径的分隔控制	(550)
到特定的 tRNA 上	(525)	(一) 细胞结构和酶的空间分布	(550)
(二) 每一个氨酰 - tRNA 合成酶可识别一个		(二) 细胞膜结构对代谢的调节	
特定的氨基酸和与此氨基酸对应的		和控制作用	(552)
tRNA 的特定部位	(525)	(三) 蛋白质的定位控制	(554)
(三) 氨酰 - tRNA 合成酶能够纠正酰化		四、细胞信号传递系统	(554)
的错误	(526)	(一) 门控离子通道和神经信号的传导	(554)
(四) 一个特殊的 tRNA 启动了蛋白质		(二) 激素和递质受体的信号转导系统	(556)

(三) 细胞增殖的调节	(559)	三、克隆基因的表达	(602)
五、基因表达的调节	(561)	(一) 基因表达的控制元件	(602)
(一) 原核生物基因表达的调节	(561)	(二) 非融合蛋白和融合蛋白的表达	(602)
(二) 真核生物基因表达的调节	(570)	(三) 外源基因在真核细胞中的表达	(603)
提要	(577)	四、蛋白质工程	(607)
习题	(579)	(一) 蛋白质的分子设计和改造	(607)
主要参考书目	(579)	(二) 蛋白质的实验进化	(608)
第 40 章 基因工程及蛋白质工程	(580)	(三) 蛋白质工程的进展	(608)
一、DNA 克隆的基本原理	(580)	五、基因工程的应用与展望	(611)
(一) DNA 限制酶与连接酶	(580)	(一) 基因工程开辟了生物学研究	
(二) 分子克隆的载体与宿主系统	(582)	的新纪元	(611)
(三) 外源基因导入宿主细胞	(587)	(二) 基因工程促进了生物技术产业	
二、基因的分离、合成和测序	(588)	的兴起	(612)
(一) 基因文库的构建	(589)	(三) 基因工程研究的展望	(613)
(二) cDNA 文库的构建	(590)	提要	(614)
(三) 克隆基因的分离与鉴定	(592)	习题	(615)
(四) 聚合酶链式反应扩增基因	(595)	主要参考书目	(616)
(五) DNA 的化学合成	(598)	生化名词英汉对照	(617)
(六) 基因定位诱变	(598)	常用生化名词缩写	(657)
(七) DNA 序列的测定	(600)	名词索引	(667)

第19章 代谢总论

在本书上册的各章中,讨论了构成生物体的主要分子:糖类、脂类、蛋白质、酶、核酸、维生素和激素等,以及生物膜的结构。这些物质在生物体内都不是孤立存在的,彼此之间有着错综复杂的关系。而且这些物质都不是静止不变的,它们都在不停地发生着化学变化。生物体自外界摄取物质,即营养物质,以维护其生命活动。这些物质进入体内,转变为生物体自身的分子以及生命活动所需的物质和能量等等。营养物质在生物体内所经历的一切化学变化总称为新陈代谢(metabolism)。

新陈代谢简称代谢,是生物体表现其生命活动的重要特征之一。生物体内的新陈代谢并不是完全自发进行的,而是靠生物催化剂——酶来催化的。酶是推动生物体内全部代谢活动的工具。由于酶作用的专一性,每一种化学反应都有特殊的酶参与作用。每种特殊的酶都有其调节机制。它们使错综复杂的新陈代谢过程成为高度协调的、高度整合在一起的化学反应网络。

生物体内酶催化的化学反应是连续的,前一种酶的作用产物往往成为后一种酶的作用底物。这种在代谢过程中连续转变的酶促产物统称为代谢中间产物(metabolic intermediates),或简称代谢物(metabolites)。

代谢通过一系列连续的反应,无论是外界引入的或是体内形成的有机分子,最后都转变成代谢的最终产物。新陈代谢途径中的个别环节,个别步骤称为中间代谢(intermediary metabolism)。

人们往往将新陈代谢的功能概括为五个方面:①从周围环境中获得营养物质。②将外界引入的营养物质转变为自身需要的结构元件(building blocks),即大分子的组成前体。③将结构元件装配成自身的大分子,例如蛋白质、核酸、脂类以及其他组分。④形成或分解生物体特殊功能所需的生物分子。⑤提供生命活动所需的一切能量。

虽然新陈代谢包括数以千计的不同酶的催化反应,但通过仔细地分析研究,仍然可以从错综复杂的代谢网络中总结归纳成一些具有共同规律的途径,并将这些途径称之为主要代谢途径(central metabolic pathways)。人们还发现,这些主要代谢途径,在千差万别的生物界都具有相当的普遍性。

下面我们对新陈代谢再作一些进一步的阐述。

一、分解代谢与合成代谢

从上面的叙述中不难看出,新陈代谢包含的是物质合成和分解两个方面。有机营养物,不管是从外界环境获得的,还是自身贮存的,通过一系列反应步骤转变为较小的、较简单的物质的过程称为分解代谢(catabolism)。与分解代谢相伴随的,是将蕴藏在有机大分子中的能量逐步释放出来。分解代谢所经过的反应途径称之为分解代谢途径(catabolic pathways)。合成代谢(catabolism)又称生物合成(biosynthesis),是生物体利用小分子或大分子的结构元件建造成自身大分子的过程。由小分子建造成大分子是使分子结构变得更为复杂。这种过程都是需要提供能量的。有关能量代谢还将另作讨论。

应当注意的是,同一种物质,其分解代谢和合成代谢途径一般是不相同的。他们并不是简单的可逆反应,而往往是通过不同的中间反应或不同的酶来实现。可以把分解代谢形象地比作高山上的巨石往山下滚动。巨石在不断滚动中,逐步释出本身所具有的潜能。山坡越陡峭,巨石滚动得越快,能量消失得也越快。若是沿着相同的途径,将巨石上推到原来的位置,几乎是不可能的。但是如果沿着盘山路逐步上推,就可以比较容易地达到山顶。合成代谢正是通过比较容易达到的途径,合成机体所需要的大分子。分解和合成代谢选择不同的途径,使生物机体增加了体内化学反应的数量,并使其对代谢活动的调控具有更大的灵活性和应变能力。

生物机体的分解代谢和合成代谢不只是采取不同的途径,甚至同一种物质的两种过程是在细胞的不同部位进行。这种现象特别在真核细胞生物是比较常见的。

例如,ATP的合成反应是在线粒体内进行的,而ATP的供能(分解)反应大多是在细胞溶胶中进行的。又如脂肪酸分解成乙酰辅酶A,是在线粒体内进行的,而乙酰辅酶A合成脂肪酸是在细胞溶胶中进行的。

虽然分解代谢和合成代谢基本上采取不同的途径,但有许多代谢环节还是双方都可共同利用的。这种可以公用的代谢环节称为两用代谢途径(amphibolic pathway)。柠檬酸循环(citric acid cycle)(参看第23章)可看作是两用代谢途径的典型例证。例如,不同氨基酸分解代谢的结果(参看第30章)可形成柠檬酸循环中的中间产物。柠檬酸循环中的 α -酮戊二酸是谷氨酸脱去氨基的产物。柠檬酸循环中的草酰乙酸是天冬氨酸脱去氨基的产物等等。因此, α -酮戊二酸、草酰乙酸既是氨基酸以及蛋白质分解代谢的产物,又可以作为合成氨基酸以及蛋白质的前体物质。 α -酮戊二酸、草酰乙酸作为柠檬酸循环中的成员,又可以进一步被氧化分解最后形成 CO_2 和水。两用代谢途径的存在,使机体细胞的代谢更增加了灵活性。

二、能量代谢在新陈代谢中的重要地位

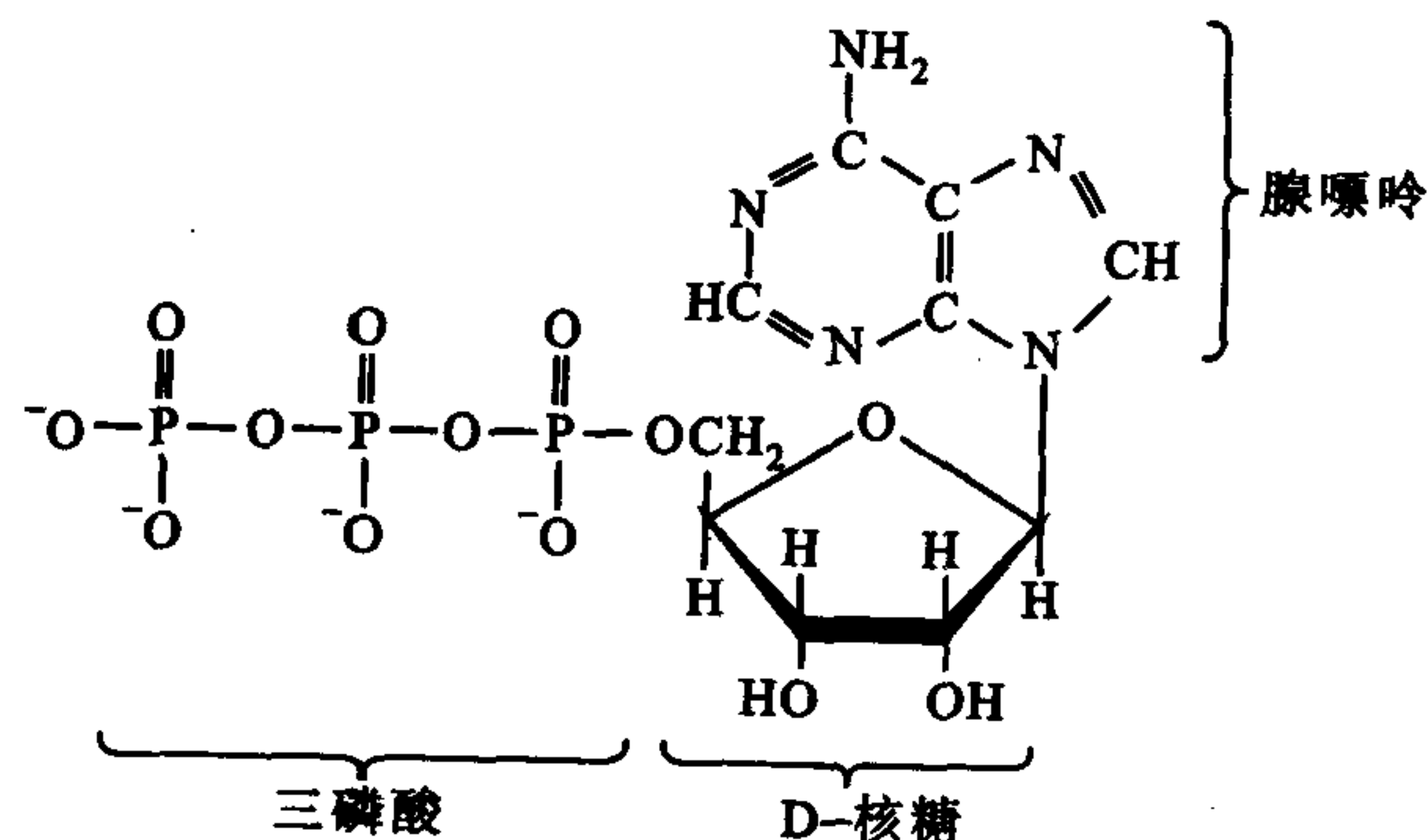
前面讨论了生物机体通过分解代谢将营养物质分解为小分子物质,通过合成代谢将小分子物质合成自身的大分子以及自身所需的其他生物分子。这两种代谢途径所包括的物质转化,都属于物质代谢。以物质代谢为基础,与物质代谢过程相伴随发生的,是蕴藏在化学物质中的能量转化,统称为能量代谢(energetic metabolism)。

生物体的一切生命活动都需要提供能量。生物体的生长、发育,包括核酸、蛋白质的生物合成,机体运动,包括肌肉的收缩以及生物膜的传递、运输功能等等,都需要消耗能量。如果没有能量来源,生命活动也就无法进行,生命也就停止。

太阳能是所有生物最根本的能量来源。太阳能在具有叶绿素的生物进行光合作用的过程中,将光能转化为化学能(参看第27章)。如由 CO_2 合成葡萄糖,通过化学过程,将太阳能贮存在葡萄糖分子中;而依靠外界营养物质为生的生物(称为异养生物 heterotrophs)将复杂的营养物,如葡萄糖,进行分解代谢,在分解代谢过程中,葡萄糖分子蕴藏的能量逐步释放出来。葡萄糖依靠机体内进行的氧化作用,最后生成 CO_2 和水。在生物氧化的过程中,有许多环节可将葡萄糖释放出的能量捕获贮存起来,以便用于机体做功。肌肉收缩、合成代谢、跨膜运输以及所有的需能反应都属于机体做功,这种能用于做功的能量称为自由能(free energy)。机体利用自由能所做的功是在常温和常压下进行的。在分解代谢中,起捕获和贮存能量作用的分子是腺嘌呤核苷三磷酸,简称腺苷三磷酸(即ATP)。ATP是由ADP(腺苷二磷酸)和无机磷酸合成的。ATP、ADP和无机磷酸广泛存在于生物体的各个细胞内,起着传递能量的作用,因此又称为能量传递系统(energy-transmitting system)。

异养生物将外界有机营养物质通过分解代谢产生ATP的过程可大致划分为三个阶段。第一个阶段由营养物的大分子分解为较小的分子。例如,蛋白质被降解为氨基酸,多糖被降解为单糖,脂肪被降解为甘油和脂肪酸等等。这个阶段并没有ATP的产生。第二阶段是由各种小分子进一步转变为少数几种共同物质。例如,转变为乙酰基(形成乙酰辅酶A)。第二个阶段基本上也是不释放能量的过程,虽然也只有很少量ATP形成。第三个阶段由柠檬酸循环和氧化磷酸化两个共同代谢途径组成。这个阶段是形成ATP的主要阶段。

以ATP形式贮存的自由能,概括起来可归纳为用于提供以下四方面对能量的需要:①提供生物合成做化学功时所需的能量。在生物合成过程中,ATP将其所携带的能量提供给大分子的结构元件,例如氨基酸,使这些元件活化,处于较高的能态,这就为进一步装配成生物大分子蛋白质等作好了准备。②是生物机体活动以及肌肉收缩的能量来源。③供给营养物逆浓度梯度跨膜运输到机体细胞内所需的自由能。④在DNA、RNA和蛋白质等生物合成中,保证基因信息的正确传



递,ATP 也以特殊方式起着递能作用。

当 ATP 提供能量时,在 ATP 远端的那个 γ -磷酸基团水解成为无机磷酸分子,ATP 分子失掉一个磷酰基而变为腺苷二磷酸。腺苷二磷酸又可在捕获能量的前提下,再与无机磷酸结合形成 ATP。ATP 和 ADP 的往复循环是生物机体利用能量的基本方式。

ATP 作为自由能的贮存分子,并不是以长时期不动的形式存在,而是不断地处于动态平衡的周转之中。一般情况下,ATP 分子一旦形成,一分钟之内就被利用,所以严格地说,ATP 并不是能量的贮存形式,而是一种传递能量的分子。关于这个问题,在第 20 章中还将讨论。

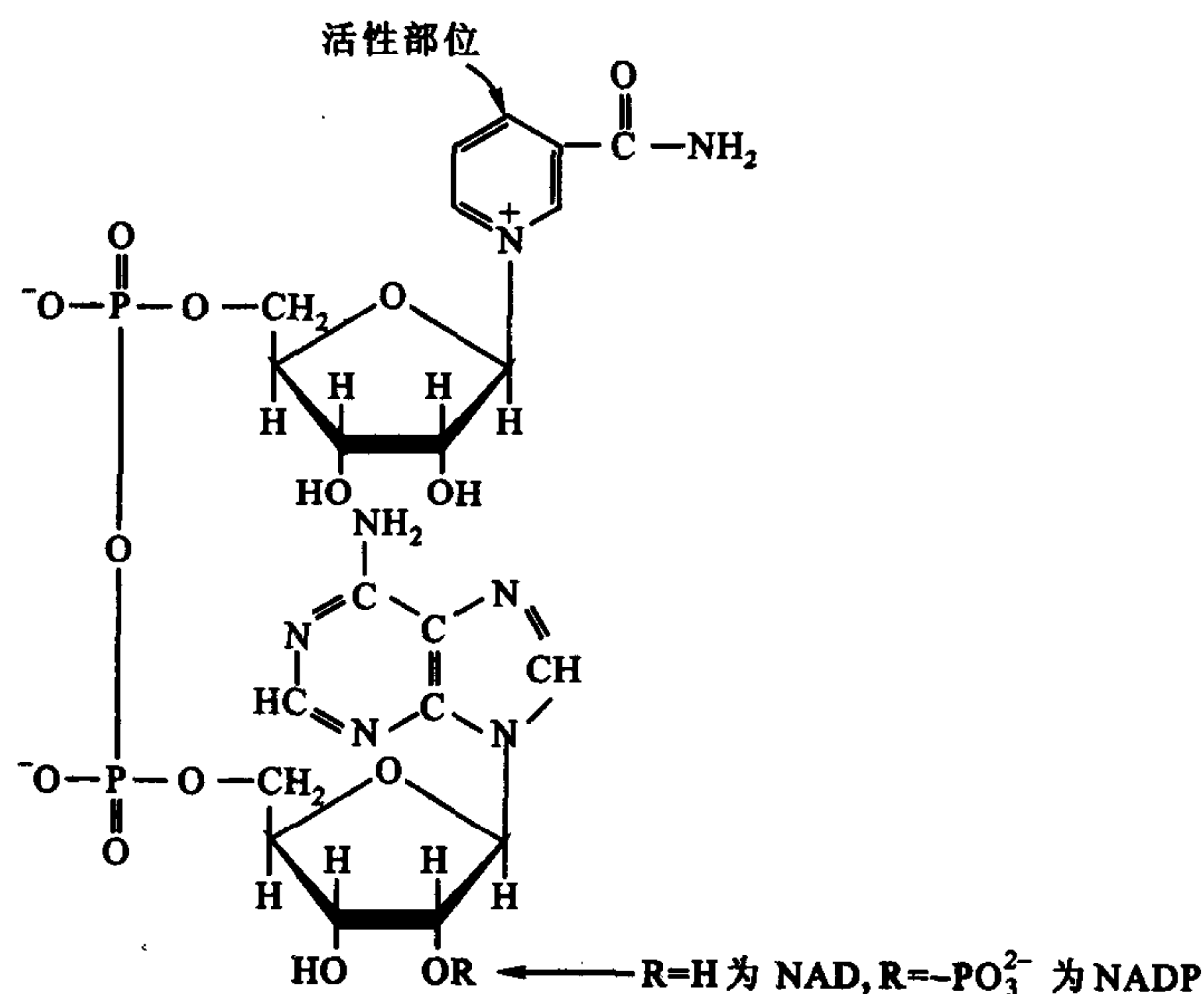
生物机体对能量的消耗是惊人的,一个处于安静状态的成人,据计算,一日内需消耗 40 kg 的 ATP。在激烈运动时,ATP 的利用率每分钟可达到 0.5 kg。

能够直接提供自由能推动生物体多种化学反应的核苷酸类分子除 ATP 外,还有 GTP(鸟苷三磷酸)、UTP(尿苷三磷酸)以及 CTP(胞苷三磷酸)等。

例如,GTP 对 G 蛋白的活化、蛋白质的生物合成、蛋白质的寻靶(targeting)作用、蛋白质的移位等等都作为推动力提供自由能。又例如 UTP 在糖原合成中所起的活化葡萄糖分子的作用;CTP 在合成磷脂酰胆碱、磷脂酰乙醇胺以及合成纤维素中所起的推动作用等等,都将在以后有关的章节中阐述。

三、辅酶 I 和辅酶 II 的递能作用

由营养物质的分解代谢释放出的化学能,除了合成 ATP 的途径捕获外,还有另外一种途径,就是以氢原子和电子的形式将自由能转移给生物合成的需能反应。这种具有高能的氢原子是由脱氢反应形成的。脱氢酶催化物质的脱氢反应,将脱下的氢原子和电子传递给一类特殊能接受这种氢原子和电子的辅酶,称为辅酶 I 和辅酶 II(参看第 11 章)。

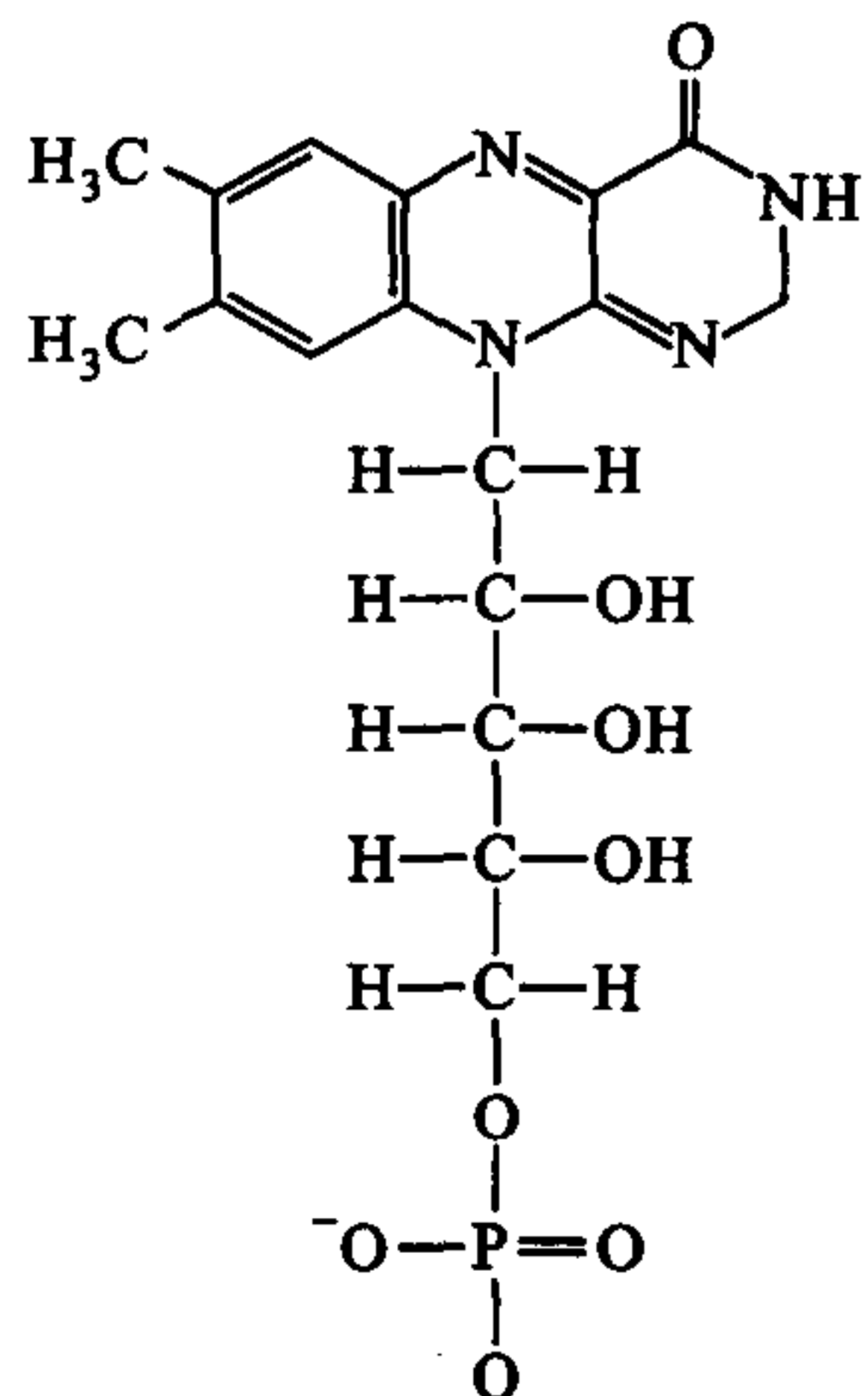


物质氧化产生的高能位电子和脱下的氢原子通过辅酶 I 或辅酶 II 传递给生物合成中需要还原力的反应;例如,在脂肪酸和胆固醇的合成中,电子和氢原子用于将双键还原为饱和的单键。

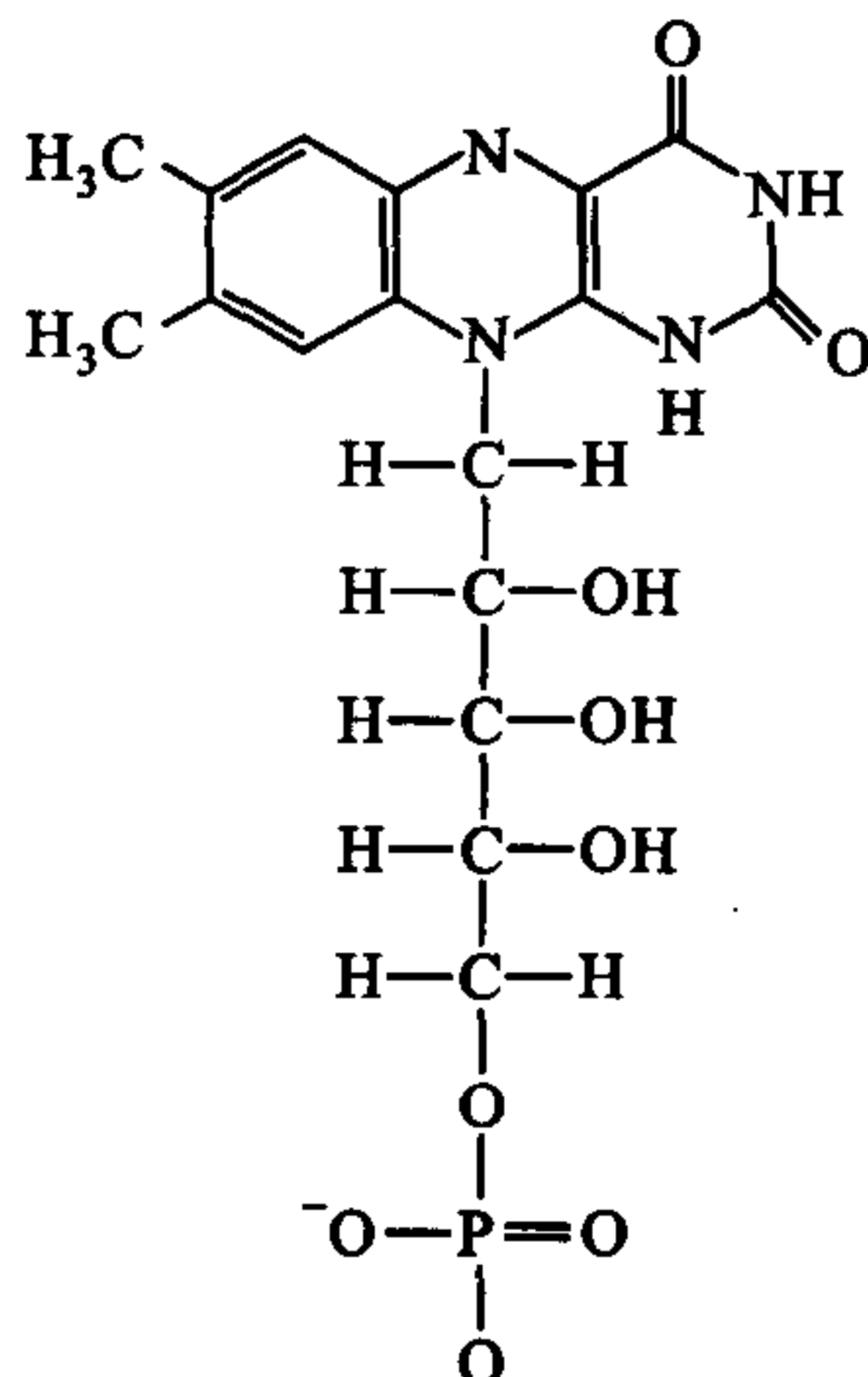
四、FMN 和 FAD 的递能作用

FMN(flavin mononucleotide),译名为黄素腺嘌呤单核苷酸,FAD(flavin adenine dinucleotide),译名为黄素腺嘌呤二核苷酸,它们是另一类在传递电子和氢原子中起作用的载体。FMN 和 FAD 都能接受两个电子和两个氢原子,它们在氧化还原反应中,特别是在氧化呼吸链中起着传递电子和氢原子的作用。它们的结构

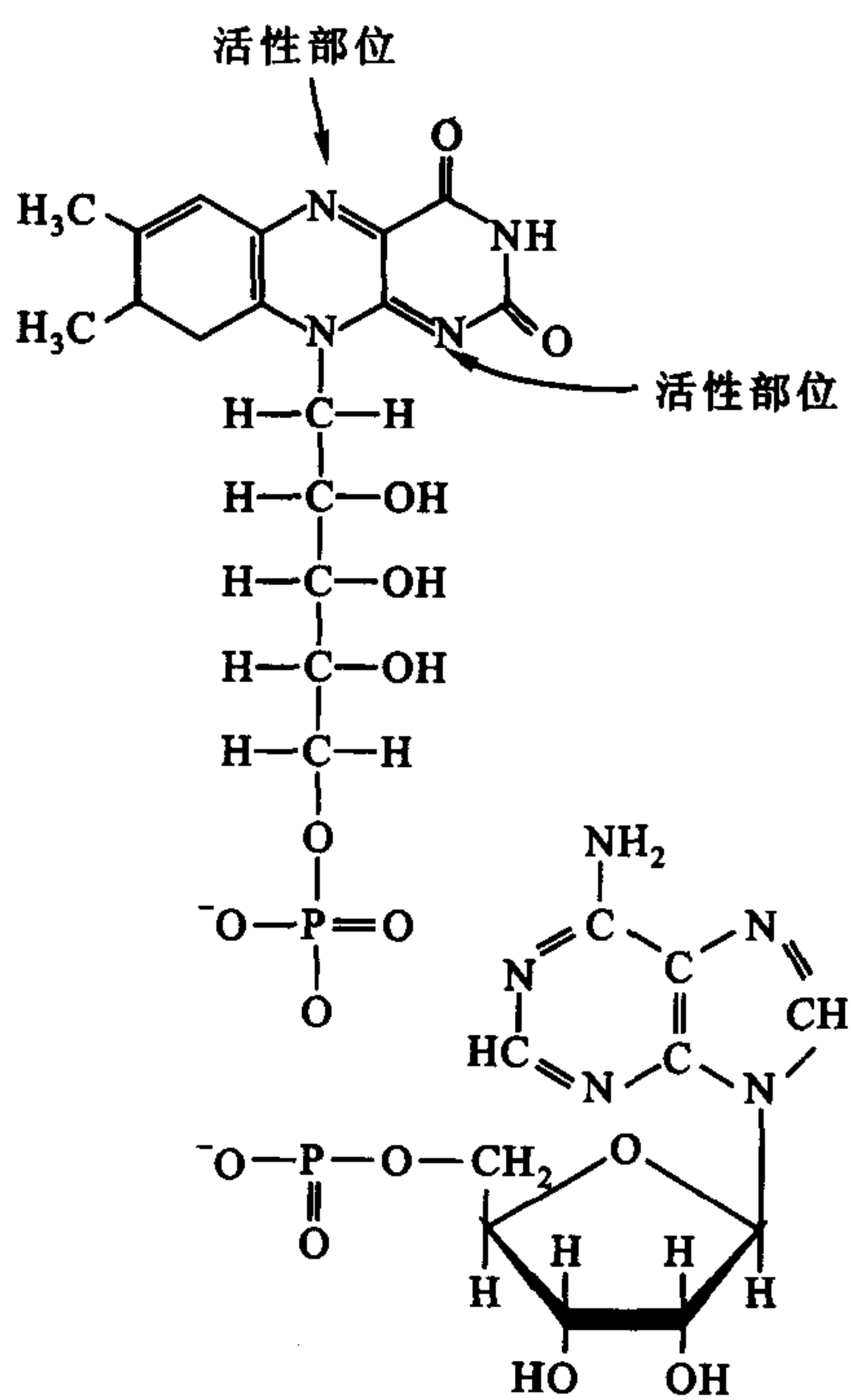
式如下：



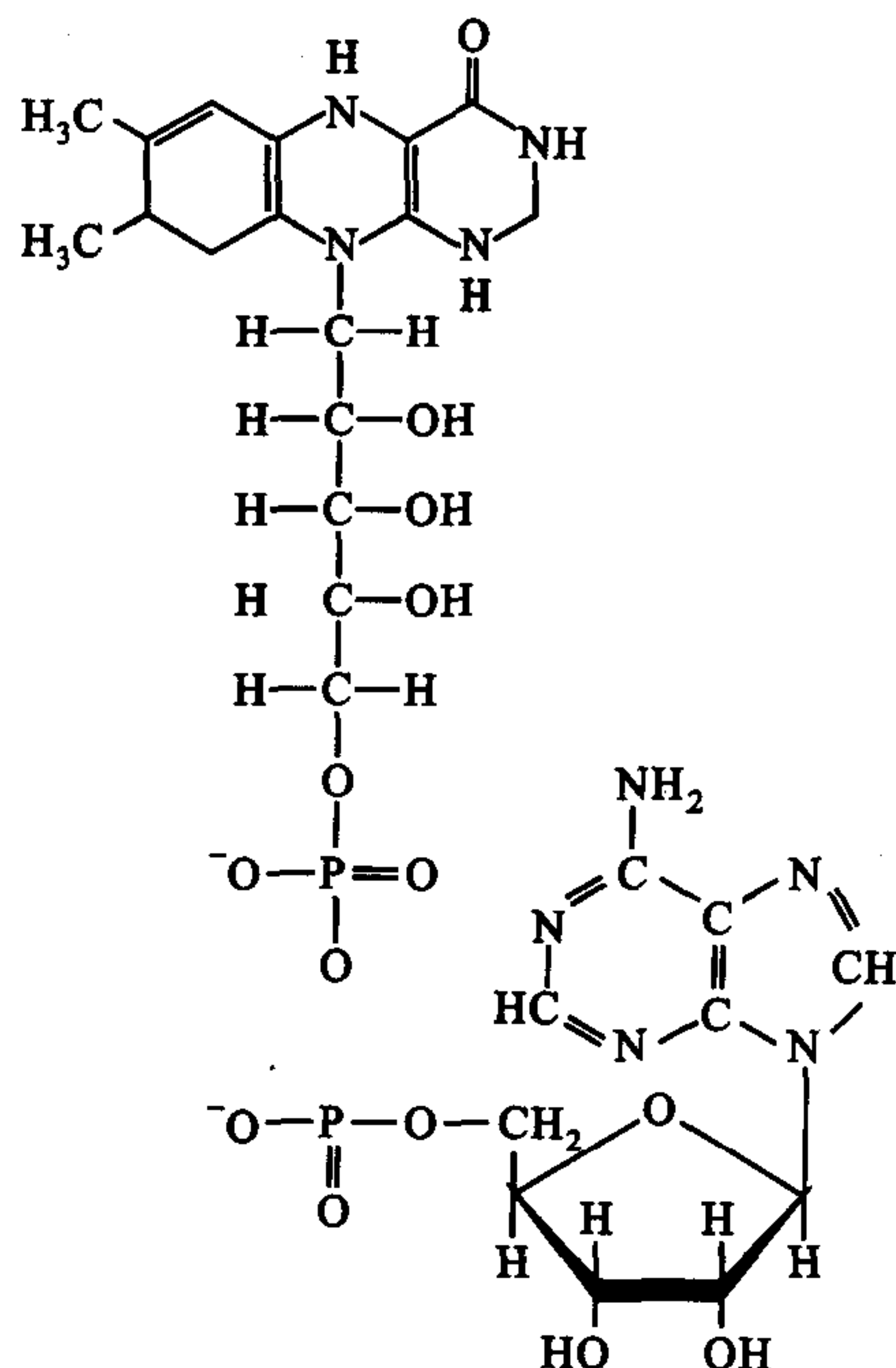
黄素单核苷酸 (FMN)
(氧化型)



黄素单核苷酸 (FMNH₂)
(还原型)



黄素腺嘌呤二核苷酸 (氧化型)
(FAD)



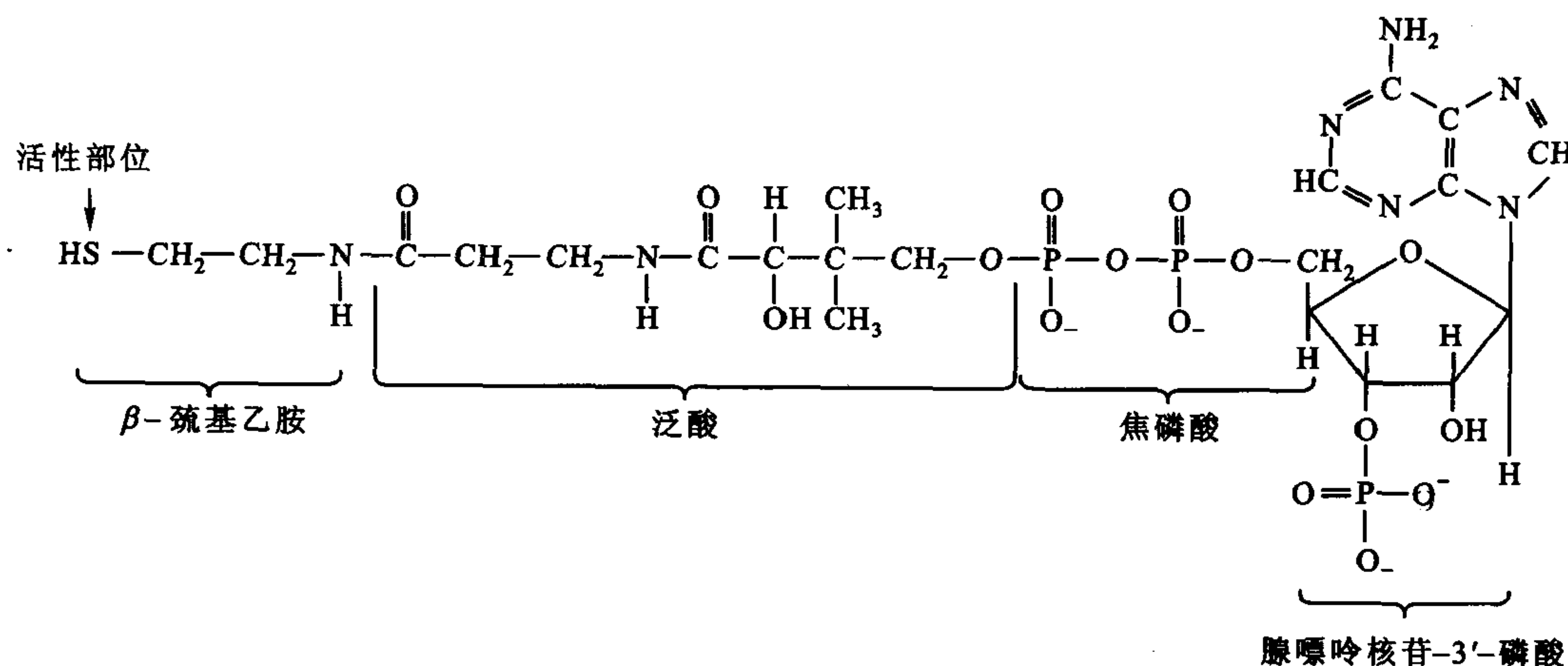
黄素腺嘌呤二核苷酸 (还原型)
(FADH₂)

五、辅酶 A 在能量代谢中的作用

辅酶 A (coenzyme A) 简称为 (CoA), 分子中含有腺嘌呤、D-核糖、磷酸、焦磷酸、泛酸和巯基乙胺。腺嘌呤以 β -糖苷键与核糖的第一个碳原子相连。D-核糖的第 5' 位与焦磷酸基团相连。焦磷酸基团的第二个磷酸基团以酯键形式与泛酸相连。泛酸又以酰胺键的形式与巯基乙胺相连。巯基乙胺的游离端是一个巯基 (-SH)。

巯基是 CoA 的活泼基团。为了显示 -SH 基的重要作用, CoA 又常以辅酶 A-SH 或 CoA-SH 表示。它在酶促转乙酰基的反应中, 起着接受或提供乙酰基的作用。CoA 的“A”字就是取自英语中乙酰化作用 acetylation 的字头。乙酰-CoA (acetyl CoA) 常用 $\text{CH}_3\text{-CO-S CoA}$ 表示, 或写作乙酰-S-CoA (acetyl-S-CoA)。乙酰基与 CoA 的结合是通过一个硫酯键。乙酰-CoA 形成的硫酯键和 ATP 的高能磷酸键相似, 都

在水解时释放出大量的自由能。因此可以说,乙酰 - CoA 具有高的乙酰基转移势能。ATP 的酸酐键水解断裂时释放出 30.54 kJ/mol 相当于 7.3 kcal/mol 的自由能,而乙酰 - CoA 的硫酯键水解断裂时释放出的自由能为 31.38 kJ/mol(有关自由能计算问题请参看第 20 章)。乙酰 - CoA 所携带的乙酰基已不是一般的乙酰基,而是活泼的乙酰基团,正像 ATP 所携带的活泼磷酸基团一样。



许多物质代谢,最终都可形成乙酰 - CoA。例如,葡萄糖、丙酮酸(pyruvate)、乙酸、乙醛及脂肪酸等。这些物质的转变都将在有关章节讨论。

六、新陈代谢的调节

前面已经提到,生物机体的新陈代谢是一个完整统一的体系。机体代谢的协调配合,关键在于它存在有精密的调节机制。代谢的调节使生物机体能够适应其内、外复杂的变化环境,从而得以生存。这种精密的调节机制是生物在长期演化中获得的。

可将代谢的调节概括地划分为三个不同水平:分子水平、细胞水平和整体水平。

分子水平的调节包括反应物和产物的调节(主要是浓度的调节和酶的调节)。酶的调节是最基本的代谢调节,包括酶的数量调节以及酶活性的调节等。酶的数量不只受到合成速率的调节,也受到降解速率的调节。合成速率和降解速率都各有一系列的调节机制。在酶的活性调节机制中,比较普遍的调节机制是可逆的变构调节和共价修饰两种形式。

细胞的特殊结构与酶结合在一起,使酶的作用具有严格的定位条理性,从而使代谢途径得到分隔控制。

多细胞生物还受到在整体水平上的调节。这主要包括激素的调节和神经的调节。高等真核生物由于分化出执行不同功能的各种器官,而使新陈代谢受到合理的分工安排。人类还受到高级神经活动的调节。除上述各方面的调节作用外,还有来自基因表达的调控作用。

有关代谢调节的详细内容将在本书第 39 章讨论。

七、代谢中常见的有机反应机制

学习代谢途径中的一系列变化,有必要牢固地掌握反应物的结构,并理解发生反应的机制,只有这样,才能使自己对新陈代谢中的各种变化有一个比较深刻地了解。

前面已经提到代谢过程几乎都是酶促有机反应。酶催化的有机反应机制可归纳为以下几种:酸 - 碱催化、共价催化、金属离子催化和静电催化(electro static catalysis)。酶催化反应的实现,多是经过反应部位的接近和取向的效应,形成过渡态而发生的。

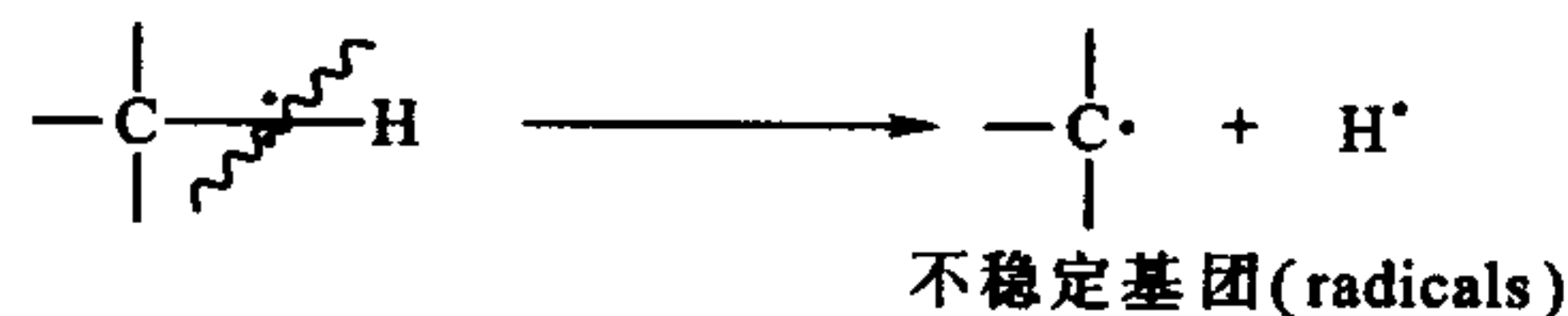
生物化学中的反应大体可归纳为四类,即①基团转移反应,②氧化 - 还原反应,③消除、异构化和重排反应,④碳 - 碳键的形成或断裂反应。这些反应的酶促作用机制不少已经得到阐明。以下将按不同类型

的代谢反应原理进行介绍。

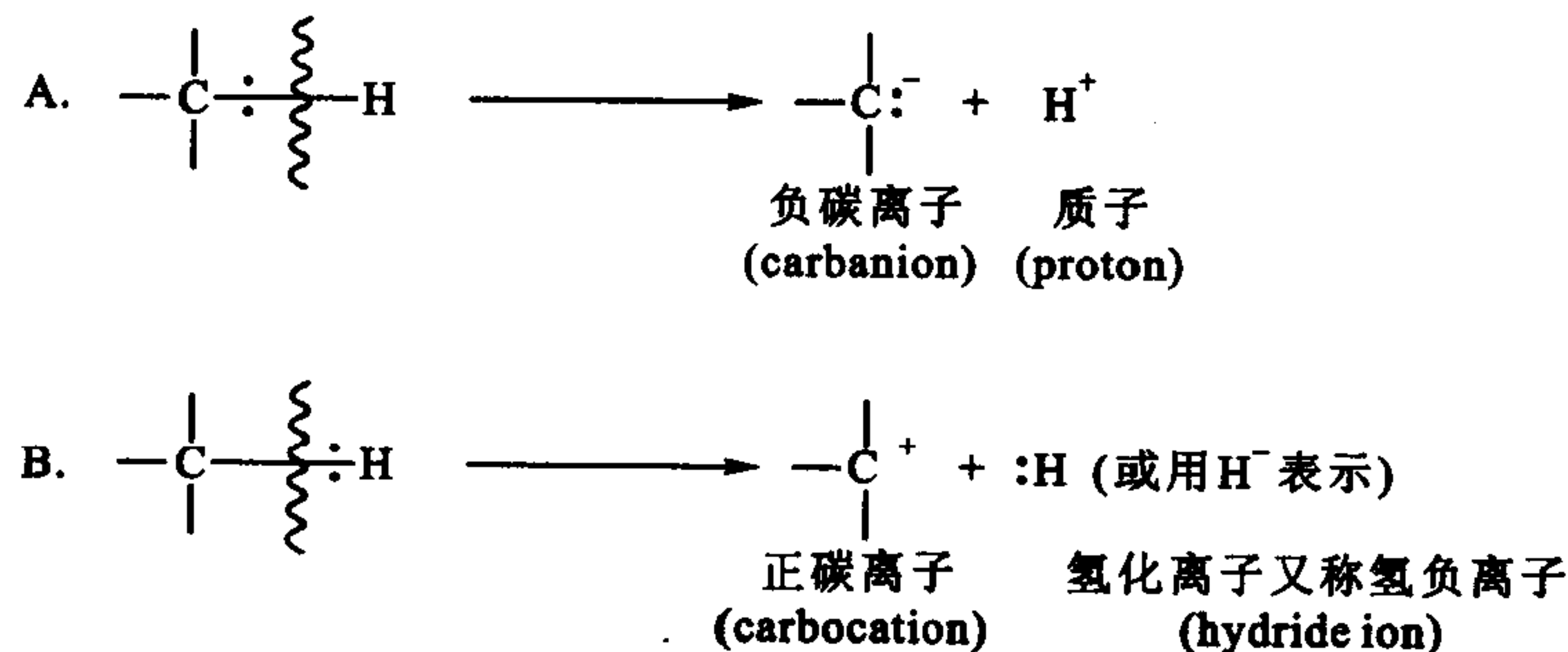
在介绍上述四大类反应之前,先对有机化学中与代谢反应关系密切的一些基本知识作如下简介:

共价键是两个原子间共享的一对电子。这样形成的键断裂时它们的电子对或是留在一个原子的一侧,称为异裂断键(heterolytic bond cleavage);或是电子对分开,每一个电子留在不同原子的一侧,称为均裂断键(homolytic bond cleavage),如图:

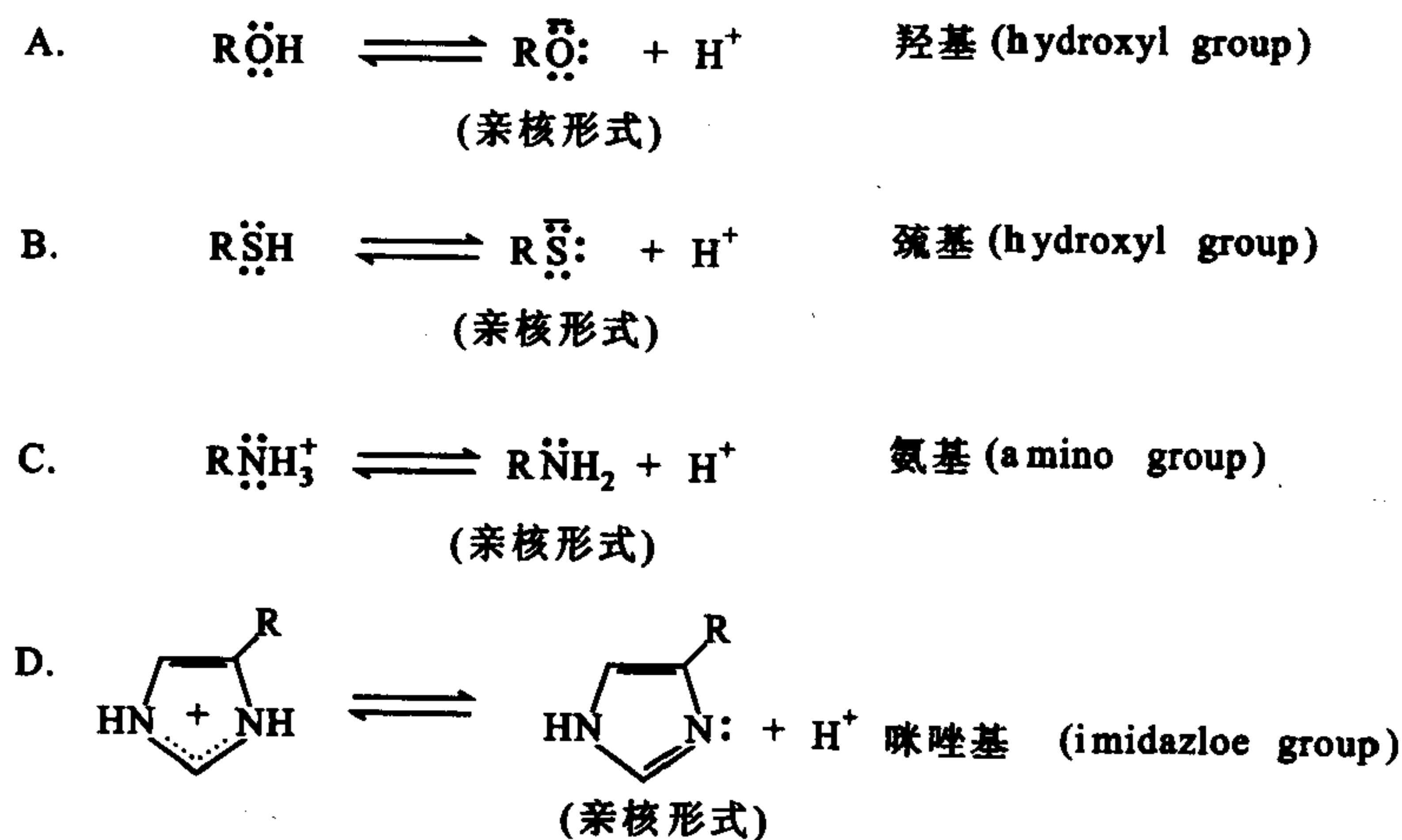
(1) 均裂断键



(2) 异裂断键



均裂断键常产生不稳定基(团),最常见于氧化-还原反应。C—H键的异裂断键,常伴随负碳离子及质子(H⁺)的形成,或正碳离子及氢化离子(H⁻)的形成。碳原子较氢原子的电负性稍高(原子成键时,该原子对于成键电子对的吸引能力称为电负性。C的电负性为2.5,H的电负性为2.1)。因此在生物化学体系中,C—H键的断裂以电子对留在碳原子一侧,形成负碳离子的方式居多。另一方面,氢化离子(H⁻)具有高度的反应性,所以只有当氢化离子的受体,例如NAD⁺(或NADP⁺)同时存在时,氢化离子一旦形成,就立即转移到受体上。只有在此种情况下,才可以发生形成正碳离子及氢化离子的断裂。参与反应的化合物,包括异裂的断键或成键,可分为两大类:即富电子者和缺电子者。富电子的化合物称为亲核体(nucleophiles),它持负电荷,即未共用的电子对,与缺电子中心很易形成共价键。在生物化学中这种亲核基团有:氨基、羟基、咪唑基以及巯基(—SH)等。如图:



这些亲核型的基团都表现为碱性基团,或者说亲核性与碱性是极其相近的。这样的化合物发生作用时,若它是与H⁺形成共价键,一般称为碱性反应;若是与缺电子中心形成共价键,一般称为亲核性反应。缺电子中心一般常为缺电子的碳原子。请见下例:

a. 胺的碱性反应:

