

普通生物化学

(下)

辽宁师范学院生物系

一九七九年十月

(二)

普通生物化学

(下册)

目 录

第五章	糖的代谢.....	150
第一节	新陈代谢的概念.....	150
一	新陈代谢的概念.....	150
二	新陈代谢的研究方法.....	152
第二节	糖类的酶水解.....	159
一	淀粉(或糖元)的酶水解.....	160
二	二糖的酶水解.....	161
第三节	糖的分解代谢.....	162
一	糖的无氧分解.....	163
二	糖的有氧代谢——三羧酸循环.....	170
三	糖酵解与有氧氧化的调节.....	178
四	葡萄糖的其它分解代谢途径.....	184
第四节	糖的合成代谢.....	195
一	蔗糖的合成.....	195
二	糖元的合成.....	196
三	淀粉的生物合成.....	200
四	糖元合成的调节.....	201
第六章	生物氧化.....	204

第一节	生物氧化的特点	204
第二节	生物氧化中水的生成	205
一	氢与氧的化合过程	205
二	生物氧化体系的类型	206
三	重要的生物氧化酶类	212
第三节	生物氧化中二氧化碳的生成	217
一	直接脱羧基作用	217
二	氧化脱羧基作用	219
第四节	氧化与磷酸化的偶联作用	220
第五节	生物氧化过程中能量的产生和贮存	227
一	腺三磷 (ATP) 的产生	227
二	高能磷酸键的贮存和释放	230
第七章	脂类代谢	236
第一节	脂类的酶水解	236
一	脂类在营养上的重要性	236
二	脂类的酶水解	238
第二节	脂肪的分解代谢	242
一	甘油的分解代谢	242
二	脂肪酸的分解代谢	243
三	酮体的代谢 (酮体的生成和分解)	250
第三节	脂肪的合成代谢	253
一	α -1-磷酸甘油的生成	253
二	脂肪酸的生物合成	254
三	脂肪的合成	257

第四节	磷脂的代谢.....	260
一	磷脂的分解代谢.....	261
二	磷脂的合成代谢.....	261
第五节	脂类代谢的调节.....	266
一	脂类合成和贮存的调节.....	266
二	脂类分解和动员的调节.....	267
第八章	蛋白质的代谢.....	270
第一节	蛋白质代谢的动态平衡.....	270
第二节	蛋白质的水解.....	276
第三节	蛋白质的分解代谢.....	280
一	氨基酸的一般代谢.....	280
二	氨基酸分解产物的代谢途径.....	291
第四节	蛋白质的生物合成.....	300
一	氨基酸的生物合成.....	301
二	蛋白质的合成过程.....	303
第五节	蛋白质与糖、脂肪代谢的关系.....	320
一	蛋白质与糖代谢之间的关系.....	321
二	蛋白质与脂肪代谢的关系.....	322
三	糖与脂肪之间的关系.....	323
第九章	核酸的代谢.....	326
第一节	核酸的降解.....	326
一	核糖核酸酶 (RNase) 和脱氧核糖核酸酶 (DNase).....	326

二	磷酸二酯酶.....	329
三	核苷酸酶.....	329
四	核苷酶.....	329
第二节	核酸的分解代谢.....	330
一	嘌呤的分解代谢.....	330
二	嘧啶的分解代谢.....	332
第三节	单核苷酸的生物合成.....	333
一	嘌呤核苷酸的生物合成.....	333
二	嘧啶核苷酸的生物合成.....	342
第四节	核酸的生物合成.....	347
一	DNA的生物合成.....	350
二	RNA的生物合成.....	357
第五节	核酸代谢的调节.....	363
一	嘌呤核苷酸生物合成的调节.....	363
二	嘧啶核苷酸生物合成的代谢调节.....	365

生
化
生

第五章 糖的代谢

第一节 新陈代谢的概念

一、新陈代谢的概念

代谢，亦称新陈代谢，它的广义的概念是指自然界的物质与其周围环境进行物质交换和相互作用的过程。但就生命基本特征的新陈代谢作用活动而言，其特点是指生物体内有规律、有调节的物质交换和能量转化，并具有自我更新能力的过程。

生物在其生命活动过程中，永远与外界环境发生复杂的联系。无论高等动物或低等生物都是经常与周围环境进行着物质交换，一方面从环境中摄取食物作为营养物质，另一方面将本身的物质分解成废物排泄到环境中去。这就是有机体的新陈代谢或称物质代谢。据估计人体在一生中通过物质代谢过程而与其周围环境交换的物质约有50吨水、10吨糖、1.6吨蛋白质及1吨脂类。这些交换物质的总量约为体重的1200倍，按人的一生为60年计算，人体所含的物质平均十天更新一半。物质代谢过程的迅速由此可见一般。物质代谢不仅迅速，而且极为重要，物质代谢是生命的特征，生命活动也借物质代谢的不断进行而延续。

(一)、同化作用与异化作用：有机体将摄取的食物通过一系列的化学反应，改造成为本身所特有的物质，这是代谢的一个方面，称为同化作用。与此同时，有机体存在的物质，经过一系列的化学反应，终于成为排泄的物质。这是新陈代谢的另一方面，称为异化作用。

有机体的同化与异化作用同时进行，它们相互联系。构成整个代谢的统一过程，通过同化与异化作用，有机体内物质不断地进行着自我更新。

(二)、合成代谢与分解代谢：讨论代谢时常使用“分解代谢”和“合成代谢”这两个名词。一般说来，分解代谢是指一种物质在生物体内转变成更小、更简单的分子的过程。合成代谢是指从一种或数种物质合成较大较为复杂的分子的过程。上述区分还是有一定的意义：例如，合成代谢一般是需能过程，而分解代谢则相反，但通过同位素的研究，我们对代谢率和更新率问题有了进一步的体会，对各种物质代谢间的关系，也有了新的认识。事实上我们已经认识到生物体内物质的高度流动性，各种不同物质之间，经常有部分和全部的转移，很难肯定的说，某物进入机体，它进行了那一方面的代谢。

(三)、物质代谢的各个阶段：就人和动物物质代谢广义上讲一般可以分为三个阶段。第一个阶段是食物、水及空气进入机体。第二个阶段是物质在机体内的化学变化，并利用营养物质组成生命物质，而且得到生命活动所需的能量。第三个阶段即物质代谢的最终产物由机体排出体外。

消化及吸收是物质代谢的开始阶段。日常食物中含糖（主要是淀粉）、蛋白质、脂类、维生素、无机盐及水等物质，其中前三类物质的分子结构较复杂，且多不溶于水，蛋白质并有种属特异性，此类物质必须在消化道中先转变成分子结构比较简单，能溶于水的无种属特异性的物质方能吸收。若未经转变即进入体内，则常不能为组织所利用（但脂类可被利用），蛋白质则可引起过敏反应。所以消化器官的主要功能为借机械的物理的和化学的作用将食物转变成可被吸收的物质，并将其吸收以供给自身的利用。

消化作用的化学变化是由多种水解酶所促进的水解作用。水解酶存在于消化腺所分泌的消化液中，通常称为消化酶。消化液不仅含有酶及酶元，并含有其它多种物质如无机盐及水等。此类物质可以供给酶反应的适宜条件：如溶解底物及产物，维持适宜的酸碱度，供给激动剂，增加酶与底物的接触机会等，还供给水解反应所需的水。

消化道内的物质穿过粘膜进入血液或淋巴的过程称为吸收。吸收的部位以小肠为主，小肠粘膜具有极多的能运动的绒毛，由于面积广大，利于吸收，胃及大肠的吸收能力与小肠比较则甚微小。

食物经消化后，消化产物吸收进入血液或淋巴以后，随着血液或淋巴运输到一切器官和组织，再在其中的所谓中间代谢过程中发生各种化学变化。

在机体组织与器官中进行的各种物质的代谢，包括中间产物的形成称为中间代谢。中间代谢包含机体内物质的生物化学变化程序，及其物质平衡与能量平衡，这些变化在何种器官与组织中进行，在细胞的什么部位进行，在整个机体代谢的统一过程中各个代谢之间的关系，各个器官的相互联系及代谢的调节等。

机体内物质代谢的最后阶段是生成的代谢最终产物由体内排出体外，最终产物排出去要通过各种器官，如肾、肺、肠及皮肤等。

将尿、粪、汗及呼出气体中所含的排出产物进行定性分析与定量分析对于生化、生理及临床上都具有重大意义。我们重点介绍几类重要物质的中间代谢。

二、新陈代谢的研究方法

研究机体的新陈代谢，最初是采用喂饲的方法，作探索性的实验，结果在正常情况下，进行正常的喂饲，并没有给人们提供什么有价值的资料。接着有人采用喂饲过量物质的方法，希望能在排泄物中找到

较多的代谢产物，或者找到因生物体无力应付而漏下的积聚的产物，此外，也有利用病理的观察和实验，从不正常的情况，推测正常的生理，尤其是一些天然的代谢障碍症，往往能为某一物质的代谢提供有价值的资料。

但是仅从喂饲后某种物质排泄量的增加（或减少）是不可能作出任何肯定答案的。并且，这些排泄物往往是最后的产物，而仅知代谢的最终产物是不够的。

研究中间代谢的基本困难有二：①由于在生物体内物质的中间代谢为过渡的连续的，在正常情况下，我们很难找到较多的中间产物，尤其是代谢旺盛的一些物质，很可能连痕迹都找不着。②物质进入体内很难与体内原有的同一物质区分开来，代谢中的中间产物也很难断定它是由哪种物质转变而来的。

为了克服上述困难，人们采用了标记的方法，如克努伯（Knopp）在1905年为了研究脂肪酸的代谢，合成了几种 ω 碳原子上（离羧基端最远的）接着苯环的脂肪酸，并以此喂狗。结果发现狗尿中有不少的苯甲酸，由于动物体一般很少有破坏苯环的能力，可以断定此苯甲酸是由喂饲的苯代脂肪酸在狗体内所形成的。并进一步发现，凡喂含偶数碳原子的苯代脂肪酸，狗尿中只有苯乙酸，喂奇数碳原子的，只有苯甲酸，克努伯根据这些实验结果，提出了脂肪酸 β -氧化学说。

必须承认，克努伯的上述实验，是研究代谢的良好开端，但不是理想的，最大的缺点是带苯的脂肪酸并不等于生物体内存在的脂肪酸，因为我们没有理由说，生物体对于自然界未发现的苯代脂肪酸的代谢方式，必然和天然脂肪酸的相同。此后近二十年（1923年），由于物理化学的进步，放射性铅开始应用于代谢的研究，不久又出现了几种稳定的和放射性的同位素如重氢（ H^2 ）及重氮（ N^{15} ）和放射性硫

(S^{35}) 及放射性碳 (C^{11}) 放射性碳 (C^{14}) 等。

同位素在生物化学领域中，有下列主要用途：

- 1、研究化合物之间的转变；
- 2、研究生物化学变化的机制；
- 3、研究生物化学反应的速率；
- 4、测定混合物中某成份的含量与研究体内物质的分布。

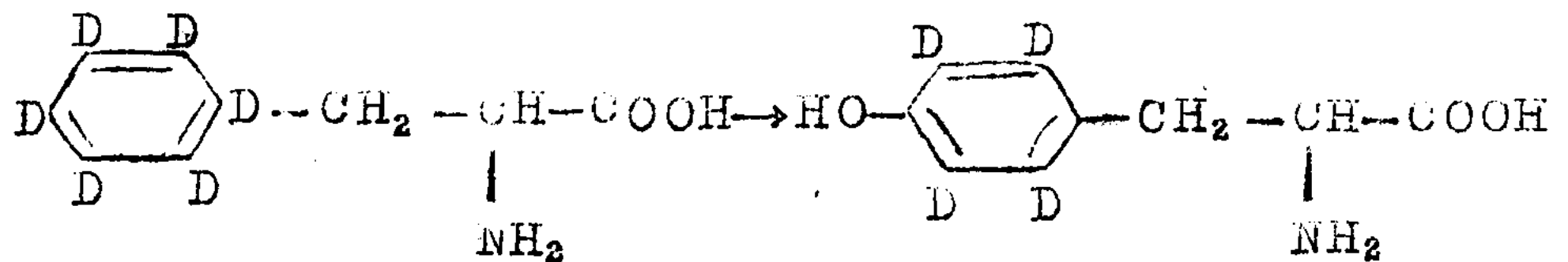
利用同位素标记的化合物研究物质代谢，有下列优点：

1、标记的化合物，在化学性质上完全和未标记的一样，生物体不能区分标记的与未标记的化合物，因此标记物的代谢途径完全可以代表正常生理状况时的代谢途径。

2、标记的实验，大多可以用完整的生物体，可保持正常的生理状态。

3、由于同位素具有特殊的物理性质，可以借助于特殊的物理仪器（质谱仪、核磁共振仪、计数管等）来测定。尤其是放射性元素，甚为灵敏，一般不需要很高的同位素成分，所以试样可以很小。

如以少量的重氢在苯环上标记的苯丙氨酸加入大鼠的正常膳食，发现从鼠体内提取的酪氨酸含有高浓度的重氢，这表明在鼠体内，正常情况下经常由苯丙氨酸转变为酪氨酸。



苯丙氨酸

酪氨酸

表 5-1 为生物化学研究上常用的一些元素及它们的含量（稳定元素）或半衰期（放射性元素）。

表 5-1 几种稳定的及放射性的同位素

元素	质量	含量	半衰期	元素	质量	含量	半衰期
H	1	99.99	—	S	33	0.7	—
	2	0.01	—		*34	4.2	—
	*3	—	125年		*35	4.2	871天
C	11	—	21分	Ca	36	0.02	—
	12	98.9	—		39	—	45分
N	*13	1.1	—	40	96.07	—	
	*14	—	5568年	41	—	8.5分	
	13	—	9.9分	42	0.64	—	
	14	99.63	—	43	0.15	—	
	*15	0.37	—	44	2.06	—	
	16	—	8秒	45	—	152天	
O	15	—	126秒	46	0.003	—	
	16	99.76	—	48	0.19	—	
	17	0.04	—	49	—	25小时	
	18	0.20	—	Fe	53	—	8.9分
	19	—	31秒		54	6.04	—
Na	21	—	23秒	*55	—	2.94年	
	22	—	3年	56	91.54	—	
	23	100	—	57	2.11	—	
Mg	*24	—	15.01小时	58	0.28	—	
	23	—	11.6秒	59	—	47天	
	24	77.4	—	I	124	—	4天
	25	11.5	—		126	—	13天
	26	11.1	—		127	100	—
27	—	10.2秒	128		—	25	

元素	质量	含 量	半衰期	元素	质 量	含 量	半衰期
P	29	——	46秒		130	——	126小时
	30	——	2.6分		*131	——	8天
	31	100	——				
	*32	——	143天				
S	31	——	32秒				
	32	95.1	——				

注：有*者为生物化学研究常用的同位素。

上述我们介绍的是以完整的生物体为研究对象，由于完整的生物体具有高度的组织特异性，所以，完整的生物体，往往不是理想的实验对象，特别是同位素标记法用于研究完整生物体的代谢之前，尤其突出。虽然同位素用于完整生物体的研究方面解决了不少问题，但不能解决所有的问题，因此有必要摘取生物体的一部分，进行局部的、更深入的探讨，因此，在代谢过程的研究中，时常进行整体水平以下的工作。即将生物体逐步分解，使其完整程度逐步降低，从离体器官一直可以分解到个别的酶。

离体器官 → 组织薄片 → 组织糜 → 组织匀浆 → 细胞器

{ 上层液
 微粒体 → 酶系统
 线粒体 ↓
 核 酶

被切除的新鲜完整的器官或组织，在继续灌注血流的情况下，是常用的研究材料。完整的器官，具有整体下一级的组织性，仅缺少某些调节机能，但作为了解个别器官或组织的功能，或者要肯定某一生化反应是否在某器官中进行，这种实验材料，往往是解决问题的重要方法，同位素在器官的实验中和在整体的实验中同样可起很大的作用。

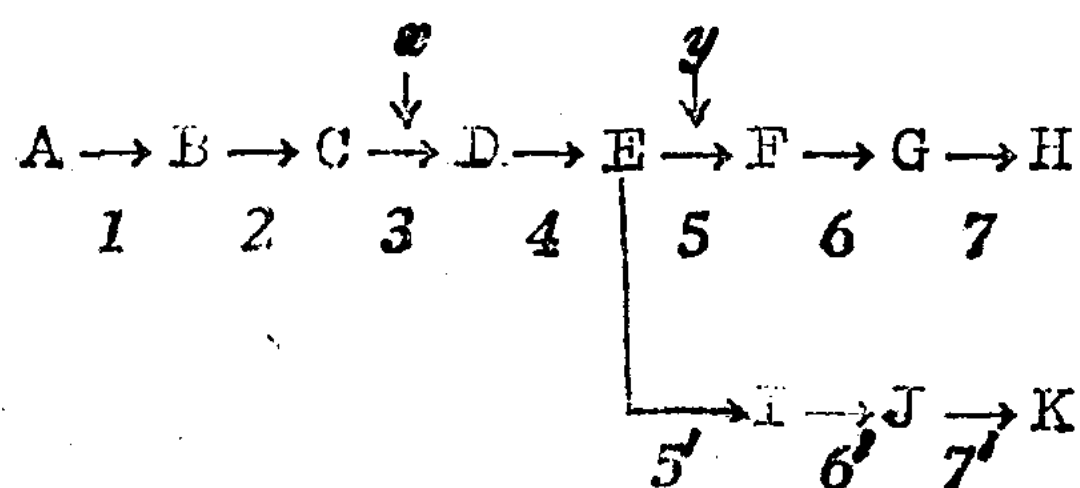
器官以下的一级要算组织薄片了，薄片厚度约为50 μ至100 μ。

将薄片浸入适合的管养液中，可以维持其“活性”数小时之久，在它们表现为“活性”的时期内，可以进行许多生化反应的观察，它的优点是可以根据实验的需要，有目的地变更环境实验步骤。通过实验观察，可以获得许多宝贵的资料，在中间代谢的研究中，薄片法被广泛的利用。

用研磨器处理组织以后，再用离心分离法，将磨碎的细胞分成细胞核、线粒体和微粒体等。然后分别研究它们的生化反应，采用不同的底物，可以断定有关酶的分布。上述的细胞器还保持着各自的酶系统，可以进一步提取个别的酶，通常采用沉淀、吸附、洗脱和结晶等方法使其达到很高的纯度，然后研究它的性质及作用方式，这样将由个别的酶促反应所得到的实验资料，结合整体实验观察，经过严密的逻辑推理就可能弄清某一特定的代谢途径。代谢的研究就是要从整体的表现追索其基本原因，但是局部的实验结果又必须符合整体的反应，因而对同一代谢过程在不同水平上用不同的方法进行探索，往往是相辅相成的，也是相互验证的重要途径。

在代谢的研究中常常使用抑制剂和微生物代谢突变型方法，现分别介绍如下：

抑制剂的应用：为了搞清楚代谢的中间过程，生化工作者时常采用各种代谢抑制剂，使代谢途径中断，或者改变方向，从而断定某一步骤或某一产物是否存在。今设甲种物质的代谢途径可能如下：

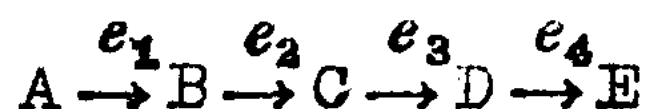


假如此途径可以在组织切片中实现，可以利用切片的实验观察不同抑制剂的影响。例如 x 抑制 反应了，在适当量的 x 存在的情况下，如果发现一方面有 C 的堆积，另一方面 C 以下的产物以及最终产物 H 的产量下降很多，甚至完全找不到，这就证实上述假设的代谢途径可能走对的。又设 y 能抑制反应 5，在有 y 存在的情况下，如果找不到产物 H，而同时发现 K 的量增加（或者从无到有），这就进一步证明了上述假设的代谢途径走对的。这些实验和同位素示踪法结合起来，可以更好地阐明问题，因为标记的 A 在 x 存在时不能产生标记的 H，在 y 存在时可以产生标记的 K，但是不会产生标记的 H。

在糖酵解和三羧酸循环的研究中，曾采用过如下的一些抑制剂。如抑制 3-磷酸甘油醛脱氢酶的碘乙酰胺；抑制烯醇化酶的氟化物；抑制琥珀酸脱氢酶的丙二酸；抑制 α -酮戊二酸的氧化脱羧作用的亚砷酸等，都是常用的工具，此外在氨基酸和蛋白质代谢、核酸代谢等的研究中，抑制剂的应用，确实阐明了许多问题。

微生物代谢突变型的应用：微生物代谢突变型（又称生化突变型、营养缺陷型）是指必须在基本培养基中另外供给某些生长因素（如氨基酸、维生素、嘌呤、嘧啶等）才能生长的微生物而言。它们是由野生型发生变异，不能合成一种或数种酶因而影响其代谢能力的结果。

例如某野生型微生物对物质 A 的代谢途径如下：



用物理的或化学的方法诱变产生代谢突变型后，假定它不能合成 e_2 （酶），因而在含有 A 的培养的培养基中，这种代谢突变型的微生物便不能将 A 转变成 E 而停留于 B（B 大量屯积）。如果 E 是这种突变型微生物生长所必需的物质（如某一氨基酸或核苷酸），则由于代

谢途径被阻断 (e_2 不能合成, $B \neq C$), 它不能由 A 转变生成, 因而必须在培养基中另外加入 E, 这种突变型微生物才能继续生长。

进一步考察就会发现上述这种突变型微生物只是丧失了合成 e_2 酶的能力, 而合成 e_1 、 e_3 、 e_4 的能力仍然存在, 也就是说通过 e_3 、 e_4 的催化作用, 它仍然可以使 $C \rightarrow D \rightarrow E$, 通过 e_1 使 $A \rightarrow B$, 实际上也的确如此, 通过实验可以证明: (1) 在培养基中加入 C 或 D, 这种突变型微生物也能正常生长, 因为 C 及 D 在相应的酶 (e_3 、 e_4) 的作用下都能转变成 E (也就是说 C 及 D 是 E 的前体)。 (2) 在培养基中加入 A 时, B 虽大量屯积 (因为 $A \rightarrow B$ 后不能进一步转变成 C), 但该微生物因无从产生 E, 所以无法生长。C 及 D 已经证明都是 E 的前体。为了确定它们在上述代谢途径中的先后顺序就必须选用同一种微生物的另一代谢突变型进行实验, 按上述方法和推理加以确定。象这样利用同一种微生物的多种不同的代谢突变型以确定某一物质的代谢途径的方法称为“交叉饲养法”。

第二节 糖类的酶水解

多糖及二糖都是单糖通过糖苷键聚合而成的化合物。在进行代谢之前必须通过降解过程 (酶水解) 将糖苷键切断使之转变成小分子的单糖后才能进入细胞 (指外源性糖类), 参与代谢。

在降解的方式上, 外源性糖类与内源性糖类有所区别。外源性糖类的降解是通过水解的方式进行, 而内源性糖类则经磷酸解方式。

来源于外界的糖类 (外源性糖), 如食物及微生物培养基中的糖主要是多糖 (如淀粉), 糖元及二糖 (如乳糖、蔗糖等), 它们多是通过细胞外酶 (如动物消化道中的或微生物分泌到细胞外的酶) 水解,

动物消化道中的胞外酶对外源性糖类的水解作用常称为消化。

水解外源性糖类的酶统称为糖苷酶类，由于酶的专一性与糖类分子结构的差异，糖苷酶也分为很多种。

一、淀粉（或糖元）的酶水解

淀粉与糖元都是由葡萄糖通过 $\alpha-1,4$ 及 $\alpha-1,6$ 糖苷键聚合而成，只是分子大小与分枝的程度不同，所以皆由相同的糖苷酶水解。水解淀粉或糖元的糖苷酶有如下几种：

(一) $\alpha-1$ —淀粉酶：主要存在于动物体中，如唾液及胰液中，植物及微生物中也有。它能作用于 $\alpha-1,4$ 葡萄糖苷键，但对 $\alpha-1,6$ 葡萄糖苷键不起作用，但能越过这键继续水解其内部的 $\alpha-1,4$ 葡萄糖苷键。水解不久后的产物包括由6—10个葡萄糖聚合而成的低聚糖，限制糊精（即由不被水解的 $\alpha-1,6$ 键连结的低聚糖）以及少量的麦芽糖及葡萄糖。这些分子大小不同的混合物一般笼统地称之为糊精，这时淀粉液的粘度大大下降，表现为液化，所以一般又将 $\alpha-1$ —淀粉酶叫做糊精淀粉酶或液化酶。

(二) $\beta-1$ —淀粉酶：从淀粉或糖元分子的非还原端开始切断 $\alpha-1,4$ 葡萄糖苷键，因此又称端解淀粉酶，而且依次断掉由两个葡萄糖分子构成的麦芽糖。它对 $\alpha-1,6$ 键也不起作用，而且还不能跨越此键，遇到这种分枝键时其作用即行停止，因此剩下一些分子较大的限制糊精，由于 $\beta-1$ —淀粉酶水解淀粉时一开始就有麦芽糖出现，因此又被称为麦芽糖酶或糖化酶。此酶存在于植物种籽及块根内。

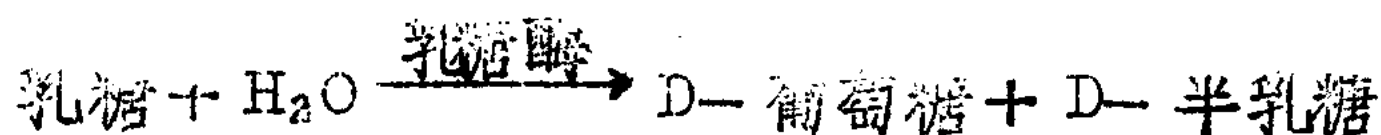
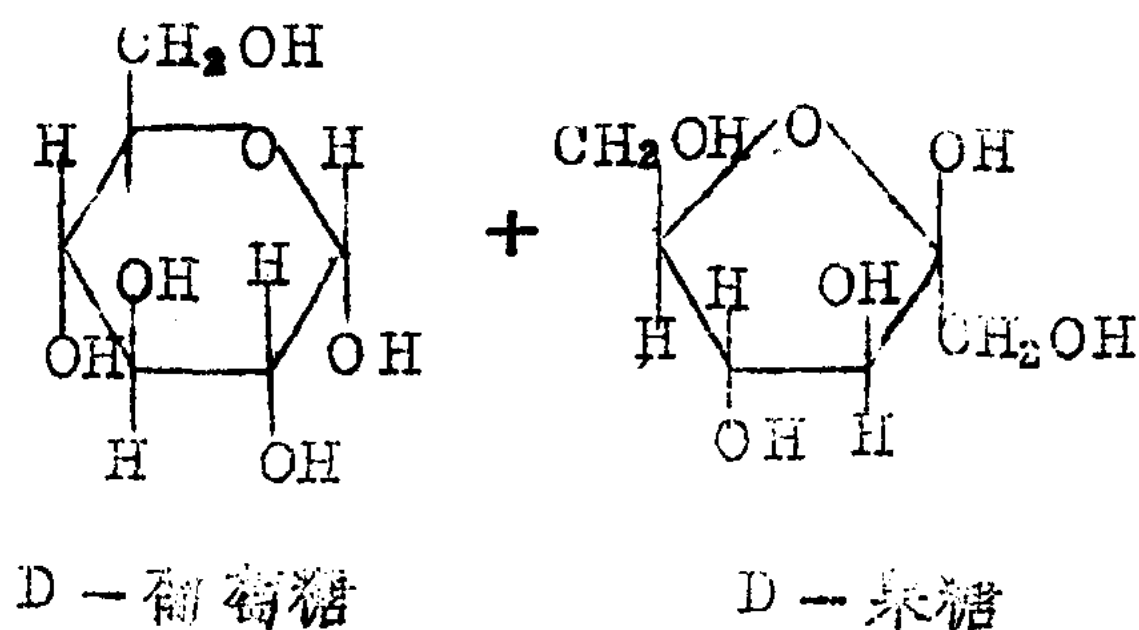
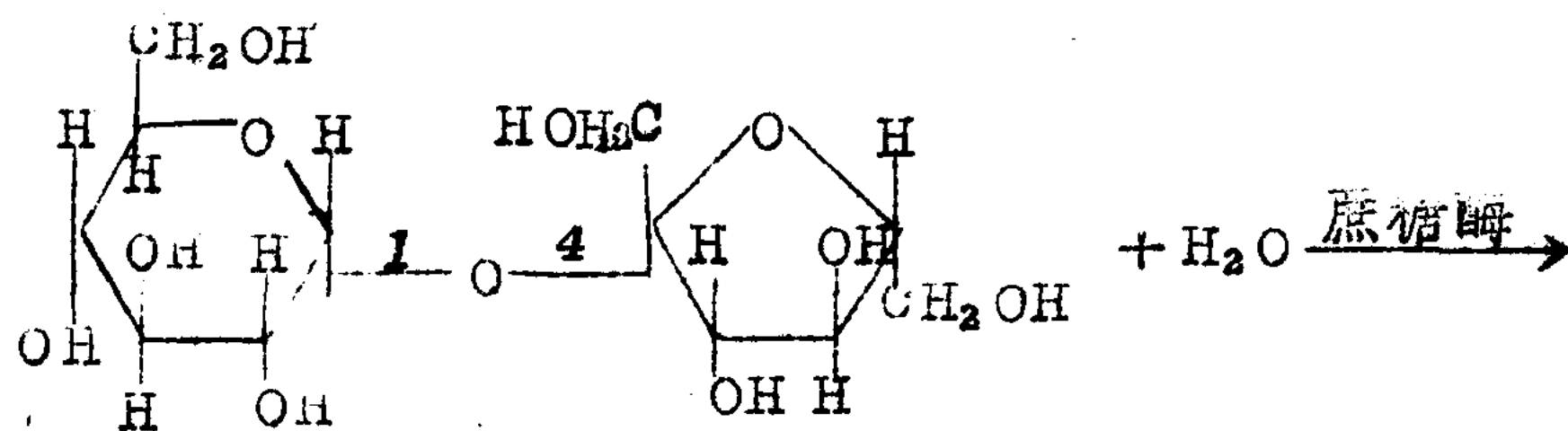
(三)低聚糖 $\alpha-1,6$ 葡萄糖苷酶：又称脱支酶，它能水解 $\alpha-1,6$ 葡萄糖苷键。它存在于小肠液中。

水解外源性淀粉及糖元的上述几种糖苷酶并不一定在所有的生物细胞中全都同时存在，然而在能利用淀粉或糖元的任一生物细胞中都

必须既有水解 α -1,4糖苷键又有水解 α -1,6糖苷键的酶,否则淀粉或糖元就无法完全水解成单糖(葡萄糖),因为只有单糖才能进入细胞参与代谢。

二、二糖的酶水解

重要的二糖有蔗糖、麦芽糖和乳糖,它们的水解酶分别为蔗糖酶、麦芽糖酶和乳糖酶。它们都属于糖苷酶类,这三种酶广泛分布于微生物、人及动物的小肠液中,其催化反应为:



以上介绍的是外源性多糖(淀粉或糖元)及二糖的酶水解,内源性糖类是如何被水解的呢?所谓内源性糖类是指细胞内的贮存多糖(淀粉或糖元)及结构多糖(纤维素)而言,这里只介绍贮存多糖。