

科學圖書大庫

基礎生物化學

譯者 邱承美

徐氏基金會出版

科學圖書大庫

基礎生物化學

譯者 邱承美

徐氏基金會出版

徐氏基金會科學圖書編譯委員會

監修人 徐銘信 發行人 王洪鎧

科學圖書大庫

版權所有

不許翻印

中華民國六十七年八月二十日四版

基礎生物化學

基本定價 3.00

譯者 邱

承

美

私立淡江文理學院化學系理學士

本書如發現裝訂錯誤或缺頁情形時，敬請「刷掛」寄回調換。謝謝惠顧。

(67)局版臺業字第1810號

出版者 財團法人 臺北市徐氏基金會 臺北市郵政信箱53-2號 電話 7813686 號
7815250

發行者 財團法人 臺北市徐氏基金會 郵政劃撥賬戶第 1 5 7 9 5 號

承印者 江淮彩色印刷股份有限公司 電話：5413269-5416842

原 序

生物化學知識領域擴展得非常迅速，以至在概論性的課程中所能介紹的，只不過是其中主要問題的一小部份而已。同時，為順應這種繼續不斷擴展的知識，能够包羅萬象的生物化學教科書，也越來越大，而感極其不便。很多初學同學均感到這種大部頭的教科書，並不適合他們的需要，轉而求諸於依賴教師的演講筆記及簡單大綱，作為他們初學的知識來源。

這本簡明的教科書——基礎生物化學的設想，是介紹給同學有關生物化學的基本原理，而不搜集過多的實際研究資料。對於教師，本書亦可用於課程中的研討和補充，基於此，著者等把完整課程中所必需的一些詳細事實陳述的部份省略。不用說，著者等希望初學的同學仍然要繼續使用一種以上的良好的包羅廣泛的教科書*，作為參考。

本書為了達成上述目標，曾假定讀者已有足夠的化學及生物學基本知識，故對於有機反應的機轉以及生物學名詞的定義，不再加以強調。在研究生物化學時，須確定一個主題，或者是觀點：著者認為生活有機體（living organism）是能够利用食物中的能（energy）來推動為其本身所需的各種化學反應的一部化學機械（chemical machine）。本書中包括了ATP生成和利用的生物化學過程的討論，隨後慢慢導入對控制機轉的強調。最後三章討論「生化遺傳學」（第十三章）、「血液」（第十四章）以及「傳遞機轉」（第十五章）。這幾章幾乎專來討論用於細胞內及其對周圍環境控制的生化系統。決定把能的產生及利用排在全書中間，並同時討論控制機轉，乃在於使其陳述具有一貫性。

**Textbook of Biochemistry*, by West and Todd (The Macmillan Co.);
Principles of Biochemistry, by White et al. (McGraw-Hill, Book Co., Inc.);
Biochemistry, by Cantarow and Schepartz (W. B. Saunders Co.);
Biochemistry, by Kleiner and Orten (C. V. Mosby Co.);
General Biochemistry, by Fruton and Simmonds (John Wiley & Sons, Inc.)

對於在生化學機轉中功能尚未十分清楚的脂溶性維生素及激素等，在較前幾章敘述化學中討論。水溶性維生素，在代謝徑路的發展中，作為輔因子（cofactors）來討論，而不另外闢章專述。代謝作用，首先由全盤觀點着手介紹，然後再提示詳細機轉，以求對更深入的情況有透徹瞭解；而不是如一般課程一樣，一開始就把詳細作用機轉摻進整體的概觀中。由於蛋白質合成與生化遺傳學的近代重要性，著者等對此諸部份的陳述較普通者為多。參考讀物雖列出不多，但可指引讀者去尋找更多其他有用的參考資料，如 West 及 Todd 等的課本（見附註）均列有許多文獻，將對希望進一步研究生物化學的同學極有幫助。

爲了要使本書不超過 400 頁的篇幅起見，著者等把許多教師想要教的體材省略；但，深信只要讀者能徹底瞭解本書中所提示的原理原則，當不難進入生物化學的其他領域中。

著者等對共事諸君，以及對原稿協助整理的同學深表謝意；同時也希望特別感激由其他生物化學書籍及參考文獻的作者所得的幫助這在經過幾年的教授之後，將難以記憶所有資料及觀念的來源。

目 錄

原序

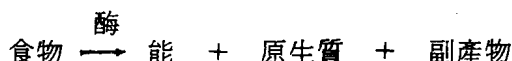
第一章	酸、鹼與緩衝劑	1
第二章	醣類	11
第三章	脂類	39
第四章	蛋白質	65
第五章	核酸與核蛋白	103
第六章	酶	113
第七章	高能化合物與氧化性磷酸化作用	143
第八章	醣代謝	157
第九章	脂質代謝	197
第十章	氨基酸及蛋白質代謝	213
第十一章	核酸的生物合成及代謝	283
第十二章	蛋白質合成	301
第十三章	生化遺傳學與代謝調節	309
第十四章	血液	317
第十五章	傳遞機轉	333
	附錄	354
	索引	363

第一章

酸、鹼與緩衝劑

細胞的環境 (Cellular Environment)

細胞的全部功能，在於藉一種稱為酶 (enzymes) 的生物接觸劑 (biologic catalysts) 的作用，將食物 (food) 轉變為能 (energy) 與原生質 (protoplasm)。在此一過程中，形成許多副產物，必須加以移除。這一活動可以下方程式表示之：



在一個複雜的多細胞動物 (multicellular animal)，必須將食物送至每個細胞，副產物也必須由每個細胞移除之。在人類，細胞係藉循環系統 (circulatory system) (圖 1.1) 與外界環境相聯繫。經由此一機轉，細胞得以對物理及化學的重大改變，不致立即受到影響，食物可繼續不斷的供應，副產物可隨時移除；同時細胞內許多離子 (ions) 及化學物質的濃度也能夠被控制於一定的範圍內。

因為發生於細胞中的反應，係在水溶液 (aqueous solution) 中進行，故最重要的離子之一是氫離子 (hydrogen ion)。蛋白質分子 (protein molecules) 的離子性及第三構造 (ionic and tertiary structure)，即決定於氫離子濃度，而蛋白質則為所有原生質 (protoplasm) 的重要成分。

圖 1.2 所示，為氫離子濃度對蛋白質離子形 (ionic forms) 的影響。蛋白質分子，在其構造上具數個羧基 (carboxyl) 及氨基 (amino groups)。在中間氫離子濃度下，蛋白質分子的淨電荷 (net charge) 將為零；在高氫離子濃度下，蛋白質分子將具一陽電荷 (

2 基礎生物化學

positive charge); 在低氫離子濃度下, 蛋白質分子則將帶一陰電荷 (negative charge)。蛋白質的物理及化學性質, 大部取決於其分子

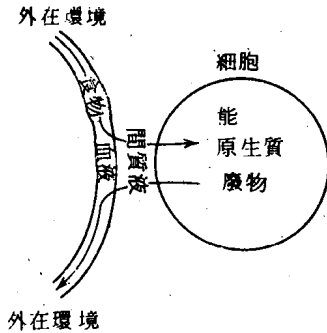


圖 1.1 細胞對外界環境的關係圖解。

上所帶的電荷; 例如, 有一氫離子濃度, 在此一濃度下, 蛋白質的溶解度最小。如果細胞蛋白質, 能夠有效的發揮功能, 必須具有特異的離子形。

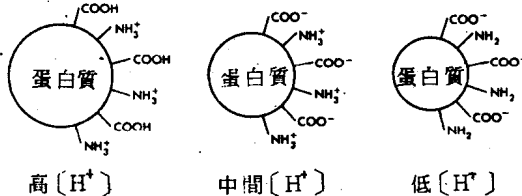


圖 1.2 氫離子濃度對蛋白質諸離子形的影響。

組織 (tissue) 對氧的利用量及其攝取的速率, 視氫離子的濃度而定, 這是可以測定的 (見圖 1.3 a)。同樣, 細菌 (bacteria) 的生長率亦視氫離子濃度而定 (見圖 1.3 b)。

酸與鹼 (Acids and Bases)

Brönsted 理論 (Brönsted Theory)

根據 Brönsted 理論, 酸為供給 H^+ (質子 protons) 的物質, 鹼為與 H^+ (質子) 反應的物質; 例如, 在反應方程式 $HB \rightleftharpoons H^+ + B^-$ 中, HB 為酸, 而 B^- 則為鹼。在水與質子反應 $H^+ + H_2O$

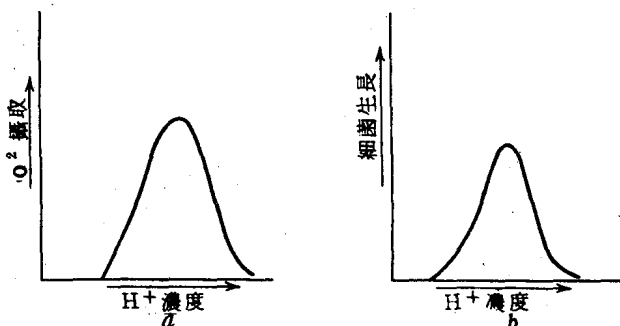
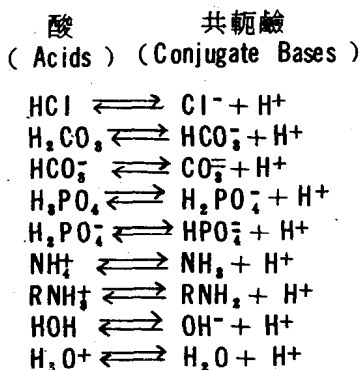


圖 1.3 氫離子濃度對 (a) 組織對氧的利用及 (b) 細菌的生長率之影響。

⇌ H_3O^+ ，生成鏗離子 (hydronium ion) 的實例中，水為鹼，而鏗離子則為酸。在未來的討論中，我們將使用 H^+ ，但須明瞭其在水溶液中實際上是呈鏗離子存在。

一些酸與鹼的實例如下：



應注意者，一種物質 (例如 HCO_3^-) 可能與質子反應 (鹼)，但亦可能供給質子 (酸)。

酸濃度的表示法 (Methods of Expressing Concentrations of Acids)

酸可能有不同的強度 (strength)，其強度可以氫離子濃度，即每升克 (grams per liter) 表示之。

4 基礎生物化學

0.1 M HCl 具有 $0.1 \text{ g H}^+ / \text{liter}$

H_2O 具有 $0.000,0001 \text{ g H}^+ / \text{liter}$ (10^{-7})

0.1 M NaOH 具有

$0.000,000,000,0001 \text{ g H}^+ / \text{liter}$ (10^{-14})

在計算這樣繁複的數字時，將非常麻煩且消耗時間，因此，在一般實際應用上，使用一較方便的方法，以符號 pH 作為氫離子濃度的負對數， $\text{pH} = -\log [\text{H}^+]$ 。以水而言，則

$$\log 10^{-7} = -7$$

$$-\log 10^{-7} = 7$$

$$\text{pH} = 7$$

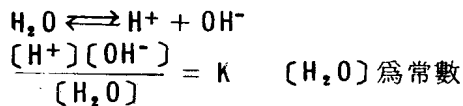
細胞內的 pH 已由種種方法加以測定，其值決定於使用的方法以及細胞的情況，各研究者所得的數值約由 5.2 (微酸性) 至 8.5 (微鹼性)。由大多數細胞所得的細胞液，其 pH 顯示幾近中性，即 pH 7.0。

問題：血液的 $[\text{H}^+] = 5 \times 10^{-8}$ ，試計算其 pH。

$$\begin{aligned}\text{pH} &= -\log [\text{H}^+] \\ &= -\log (5 \times 10^{-8}) \\ &= -(\log 5 + \log 10^{-8}) \\ &= -(0.7 - 8) \\ &= 7.3\end{aligned}$$

水的電離 (Ionization of Water)

水的 pH，7，可由下列關係導出：



故

$$[\text{H}^+][\text{OH}^-] = K_w = 10^{-14}$$

因

$$[\text{H}^+] = [\text{OH}^-]$$

則

$$[H^+]^2 = 10^{-14}$$

而

$$[H^+] = 10^{-7}$$

故

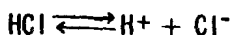
$$pH = 7$$

一些常見液體的 pH 值為：

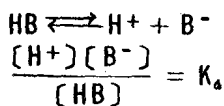
0.1N NaOH	13.0	尿 (平均)	4.8 - 7.5
0.1N NH ₄ OH	11.1	0.1N CH ₃ COOH	2.9
胰液	7.5 - 8.0	胃液	1.0
胆汁	5.5 - 7.0	0.1N HCl	1.0
血液	7.35 - 7.45		

酸的強度 (Strength of Acids)

強酸 (Strong acids) 完全電離，例如：



弱酸 (Weak acids)，如醋酸 (acetic acid) 僅部份電離，且視為平衡反應 (equilibrium reactions)；例如：



醋酸的電離常數 (ionization constant) $K_a \cong 10^{-5}$ 。

一個與 pH 相似的構想是 pK_a ，其定義為電離常數的負對數。

$$pK_a = -\log K_a$$

就醋酸而言，

$$pK_a = -\log 10^{-5}$$

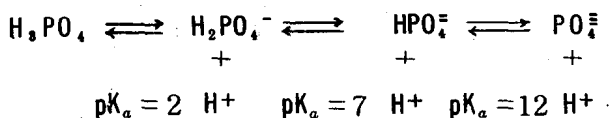
$$= 5$$

6 基礎生物化學

一些弱酸的實例如下表：

酸的強度	酸	K_a	pK_a
中度強	H_3PO_4	10^{-2}	2
中度弱	CH_3COOH	10^{-5}	5
很弱	NH_4^+	10^{-9}	9
極度弱	葡萄糖	10^{-13}	13

在能夠產生三個質子的磷酸 (phosphoric acid) 的實例中，每一步驟中均有一個電離常數及一個 pK_a 。



問題：試計算 0.15 M 醋酸的 pH。

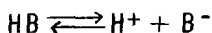
$$\begin{aligned}
 K_a &= 2 \times 10^{-5} \\
 HAc &\rightleftharpoons H^+ + Ac^- \\
 0.15 - x & \quad x \quad x \\
 \frac{[x][x]}{[0.15 - x]} &= 2 \times 10^{-5}
 \end{aligned}$$

因 x 較 0.15 之值遠小，故可將分母中 x 濃度省略，則

$$\begin{aligned}
 [x]^2 &= 0.3 \times 10^{-5} = 3 \times 10^{-6} \\
 [x] &= 1.73 \times 10^{-3} \text{ moles } H^+ / \text{liter} \\
 pH &= -\log [H^+] = -(\log 1.73 + \log 10^{-3}) = -(0.24 - 3.0) = 2.76
 \end{aligned}$$

緩衝劑——在鹽存在下的弱酸 (Buffers. Weak Acids in Presence of Salts)

首先考慮一下弱酸的電離：



$$\frac{[\text{H}^+][\text{B}^-]}{[\text{HB}]} = K_a$$

求解 $[\text{H}^+]$:

$$[\text{H}^+] = K_a \frac{[\text{HB}]}{[\text{B}^-]}$$

在一種酸與其鹽 (salt) 的混合液中，大部份酸，HB 是不電離的。因此，酸的濃度， $[\text{HB}]$ ，大致與酸的原來濃度相同。鹽完全電離，故 B^- 的數值大致與塩酸的濃度相同。由 HB 所提供的 B^- 極少。可將方程式

$$[\text{H}^+] = K_a \frac{[\text{酸}]}{[\text{鹼}]}$$

寫成下列方式：

$$-\log [\text{H}^+] = -\log \left(K_a \frac{[\text{酸}]}{[\text{鹼}]} \right) = -\log K_a - \log \frac{[\text{酸}]}{[\text{鹼}]}$$

或

$$\text{pH} = \text{p}K_a + \log \frac{[\text{鹼}]}{[\text{酸}]}$$

此方程式稱為 Henderson-Hasselbalch 方程式。

$\text{p}K_a$ 為電離常數的負對數，且為酸的濃度與其共軛鹼 (conjugate base) 的濃度相等時的 pH。例如，欲計算被中和一半時的醋酸溶液的 pH：

$$\begin{aligned} \text{p}K_a &= 4.6 \\ \text{pH} &= 4.6 + \log \frac{0.5}{0.5} = 4.6 \end{aligned}$$

每當濃度改變十倍，其 pH 之改變為 1。例如，含有 1 克分子 (

8 基礎生物化學

mole) 的醋酸鈉 (sodium acetate) 與 0.1 克分子的醋酸之溶液，其 pH 爲：

$$\text{pH} = 4.6 + \log \frac{1}{0.1} = 5.6$$

問題：欲配製具有 pH 5.0 的 0.1 M 溶液 1 升，需要幾克分子的醋酸鈉及幾克分子的醋酸？

$$\text{pH} = 4.6 + \log \frac{[\text{鹼}]}{[\text{酸}]}$$

$$5.0 = 4.6 + \log \frac{[\text{B}]}{[\text{A}]}$$

$$\log \frac{[\text{B}]}{[\text{A}]} = 0.4$$

$$\frac{[\text{B}]}{[\text{A}]} = 2.5$$

因而，每克分子的酸需要 2.5 克分子的塩。

因需 0.1 M 溶液，故需

$$\frac{2.5}{3.5} \times 0.1 = 0.071 \text{ 克分子醋酸鈉}$$

$$\frac{1}{3.5} \times 0.1 = 0.029 \text{ 克分子醋酸}$$

溶 0.071 克分子醋酸鈉與 0.029 克分子於水中，並稀釋至 1 升。

可滴定的酸度 (Titratable Acidity)

當作酸的滴定时，連續記取溶液的 pH，並以其 pH 對所使用鹼的當量繪製曲線，則可見此曲線具有一定的特徵。圖 1.4 表示數種酸的滴定曲線。

應注意的是，弱酸的滴定曲線，構成一組曲線系 (family of curves)，對特定酸， $\text{p}K_a$ 決定曲線的位置。在 $\text{p}K_a$ 處曲線相當平坦

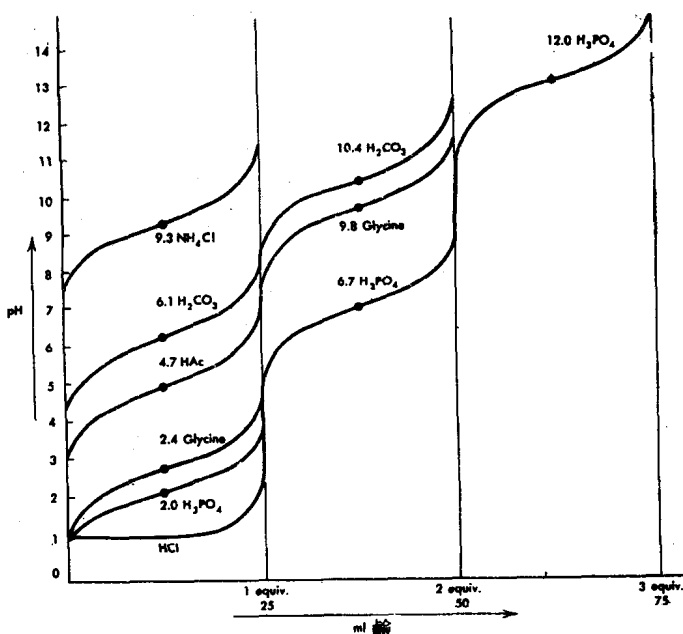


圖 1.4 幾種酸的滴定曲線。以 $0.1M NaOH$ 滴定 $25 ml 0.1M$ 酸：

，並在上一 pH 單位處仍保持此種平坦狀態。弱酸在其鹽的存在下，在此一曲線範圍內，即使有酸或鹼的加入，亦不致使 pH 有多大變化，此種特徵性現象即稱為緩衝作用 (buffering action)。弱酸與其鹽的溶液稱為緩衝溶液 (buffer solution)。

在弱酸——如醋酸的滴定中，將形成鹽，是故在任何一點，鹽 (鹼) 與酸將呈一定比。藉在 Henderson-Hasselbalch 方程式中取換各種不同比，即可能獲得與實驗所得曲線非常近似的理想曲線。在較酸的 pK_a 大 ± 1 pH 的數值處，可由計算數值導出實驗曲線。Henderson-Hasselbalch 方程式，不能應用於 pK_a 值低於 2 的強酸。HCl 完全電離，故無 pK_a 。

由滴定曲線，得以測出 pK_a ；同樣的，一弱酸的 pK_a 已知時，即可製備一具有特定 pH 的緩衝液。欲明瞭生物系 (biologic systems) 控制 pH 的化學機轉 (chemical mechanisms)，必須具備對生物系內

10 基礎生物化學

各種酸的 pK_a 值的知識。滴定曲線在氨基酸蛋白質化學上的應用，將在第四章討論。

緩衝量 (buffer capacity) 的定義為：使 1 升 1 M 緩衝液改變 1 pH 單位所需氫離子的克當量 (gram equivalent)。緩衝液的緩衝量，將取決於存在的酸與鹼的濃度。對於生物系，pH 決定於酸對鹼的比，而與其濃度無關。在生物系內，緩衝液濃度的正常範圍為 0.05 - 0.1 克分子。

參考讀物

- Christensen, H. N.: pH and Dissociation: A Learning Program. W. B. Saunders Co., Philadelphia, 1963.
- West, E. S.: Textbook of Biophysical Chemistry, 3rd ed. The Macmillan Co., New York, 1963.

第二章

醣類

醣類 (Carbohydrates) 為人類食物的重要成分，佔消耗熱量 (calories) 的極高比例，是細胞取得能量以使其化學機械得以工作的重要燃料。某些醣是細胞壁 (cell walls)、細胞膜 (membranes)、複合脂 (complex lipids) 及蛋白質 (protein) 的重要構造單元。維生素 C (Vitamin C)，本質上實為一種醣類維生素之一例。數種抗生素 (antibiotics) 含有醣單元，而鏈黴素 (streptomycin) 可認為是一種三糖 (trisaccharide)。

Carbohydrate 一詞之來源，係最初相信此類化合物為碳的水化物 (hydrate of carbon)， $C(H_2O)$ ，故早年譯成碳水化合物。隨着知識的累積，已逐漸發現此一定義具有很多例外，現在，一些含有別的元素物質 (如氨基葡萄糖 glucosamine) 亦已被認為是醣類的一種。醣類係屬多羥醛 (polyhydroxyaldehydes) 或酮 (ketones) 或其縮合產物。其反應具有本類物質的典型。

以下分類係以碳原子的數目，及醛或酮根的存在為根據；我們所要討論的，也只限於此等物質。

A. 單糖類 (Monosaccharides)

1. 丙糖類 (Trioses)

a. 醛丙糖 (Aldotriose) : 甘油醛 (glyceraldehyde)

b. 酮丙糖 (Ketotriose) : 二羥丙酮 (dihydroxyacetone)

2. 丁糖類 (Tetroses)

3. 戊糖類 (Pentoses)

醛戊糖類 (Aldopentoses) : 核糖 (ribose) 與去氧核糖 (deoxyribose)

4. 己糖類 (Hexoses)