

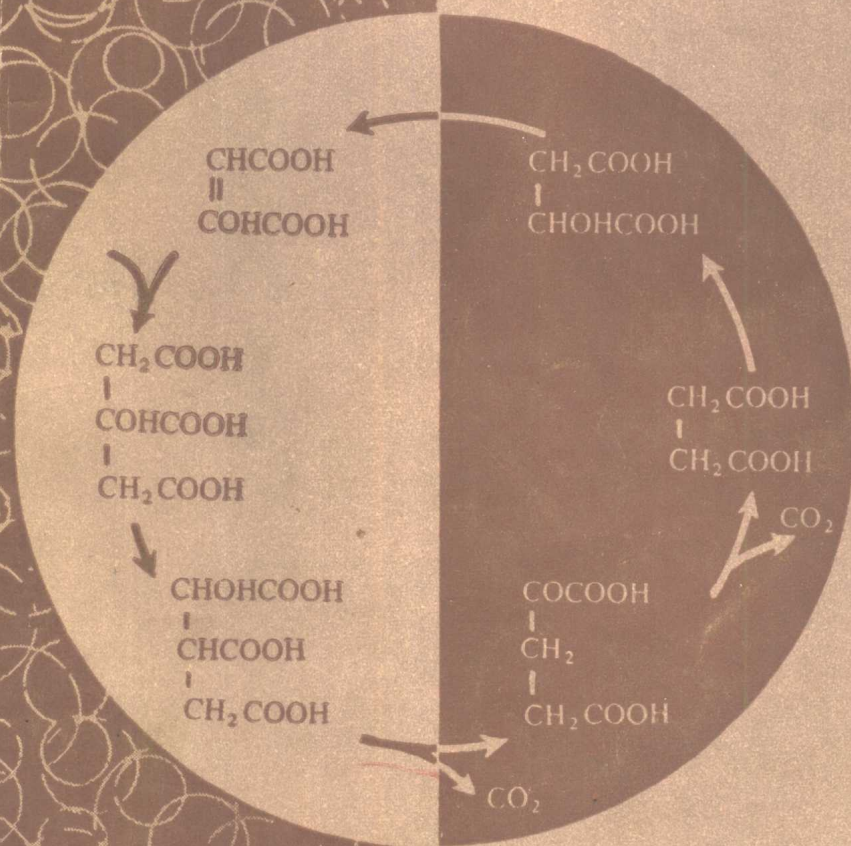
生物化学丛书

# 代谢

(三)

## 脂质生物化学

陈丽筠 编著



科学出版社

生物化学丛书

# 代 谢 (三)

## 脂 质 生 物 化 学

陈丽筠 编著

科 学 出 版 社

1988

## 内 容 简 介

《生物化学丛书》是根据中国科学院上海生物化学研究所于1979、1983和1985年举办的大型生化训练班的教材加以补充修改而成。本书为代谢的第三分册。内容包括引言、脂肪酸、脂肪及酰基甘油酯、磷脂、类萜、类固醇、脂蛋白。着重介绍脂质的结构、代谢及功能；各类脂质相互间的关系及其研究工作的新进展。

可供生物化学研究工作者以及大专院校有关专业教师、高年级学生、研究生参考。

## 生物化学丛书 代 谢 (三)

### 脂质生物化学

陈丽筠 编著

责任编辑 赵甘泉

\*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1988年11月第 一 版 开本：787×1092 1/16

1988年11月第一次印刷 印张：15

印数：0001—4,240 字数：344,000

ISBN 7-03-000535-X/Q·100

定 价：5.80 元

## 序 言

生物化学研究所举办的生化训练班始自 1950 年,开始时着重实验室训练,我们的目的是为了使青年生化工作者掌握这门学科研究的一些新方法、新技术。以后随着我所高研人员的增多,又添加了讲课内容,围绕当时的生化生长点,系统地讲述国际生化的新进展。课文内容逐渐发展充实,并结合在上海科技大学讲授高级生化课的需要,编写成高级生化训练班讲义。1960 年中国科学院在上海召开第一次全国生化学术会议,会议期间各地代表纷纷要求生化所举办一次大型高级生化训练班,为全国各有关单位培训生化人才。因此,生化所于 1961 年举办了一次有四百多学员参加的高级生化训练班,以系统介绍生化学科新知识为主,部分学员并参加了实验训练。十几年来,我们发现通过该次训练班学习的学员,大部分已成为各有关单位的生化科研或教学骨干。这个发现给予生化所同志以极大鼓舞。文化大革命中,高级生化训练班横遭批判,但 1972 年以后,各方面仍不断有呼声,要求生化所再次举办高级生化训练班。1976 年我们在所内作一次小型尝试,着重发挥部分中级科研人员在教学中的作用,从编写讲义到讲课。1979 年在中国科学院一局的催促和支持下,为克服住宿的困难,我们再次在沪杭两地同时举行一次大型高级生化训练班,人数近五百人,课程内容大为扩充,包括十余年来进展最迅速的生化或分子生物学领域,如分子遗传、DNA 重组、生物膜、免疫生化等等。为适应国内广大生化工作者的需要,特将上述讲课内容整理成书,分册付印,定名为“生物化学丛书”。尚望国内同行对本书内容不吝批评指正,供今后再版时修改参考。

王应睐

## 前 言

新陈代谢,简称代谢,是古老的科学,又是极为新颖的科学。它的大要早已为人们掌握,但是它的很多细节则有待逐步认识。

为学习上的方便起见,我们仍按习惯上利用的框架,将代谢归纳为糖代谢、蛋白质代谢、核酸代谢、脂质代谢等大标题。其中核酸和蛋白质的合成代谢(生物合成),则按已经形成的习惯列入本丛书之一《核酸,结构与功能与合成》,留下的糖代谢、核酸降解代谢和核酸的生物合成,合并成为一册,作为代谢(一)。蛋白质的降解代谢和氨基酸的代谢,将成为另一册,作为代谢(四),目前在着手撰写。糖结合物的研究,近十余年来才引人注目,进展较快,现将此部分另列一册,作为代谢(二),内容包括糖蛋白、蛋白聚糖和结合糖的蛋白质(最后部分尚未成稿,待再版时补入)。代谢(三)主要讨论脂质及其代谢,除甘油脂、磷脂、鞘脂外,也列入了糖脂和脂蛋白,并将类固醇、类胡萝卜素、类萜纳入脂质范畴。关于代谢的一般问题,则以代谢总论为题作简短的叙述,放在糖代谢的前面,作为整个代谢的引子。

以上这些,虽经各作者下了功夫,较满意地完成了编写工作,全部稿件,亦已由我审阅,但由于我们的知识有限,不足和错误,在所难免,尚希读者勿吝指数,予以更正。

沈昭文

1986年9月

# 目 录

|                              |     |
|------------------------------|-----|
| 序言.....                      | i   |
| 前言.....                      | ii  |
| 第 1 章 引言.....                | 1   |
| 第 2 章 脂肪酸.....               | 4   |
| 2.1 脂肪酸的结构、命名和特性 .....       | 4   |
| 2.2 脂肪酸的动员和运输 .....          | 10  |
| 2.3 脂肪酸的氧化降解 .....           | 16  |
| 2.4 脂肪酸的生物合成(饱和脂肪酸) .....    | 32  |
| 2.5 前列腺素 .....               | 56  |
| 第 3 章 脂肪和酰基甘油酯.....          | 64  |
| 3.1 酰基甘油酯的结构和命名 .....        | 64  |
| 3.2 甘油三酯的生物合成 .....          | 65  |
| 3.3 脂肪在动物体内的消化、吸收和重新酯化 ..... | 70  |
| 3.4 乳脂的产生过程 .....            | 73  |
| 第 4 章 磷脂.....                | 78  |
| 4.1 磷脂的分类、结构和命名 .....        | 78  |
| 4.2 磷酸甘油酯的生物合成 .....         | 83  |
| 4.3 鞘磷脂的生物合成 .....           | 93  |
| 4.4 磷脂生物合成的一些调节环节 .....      | 95  |
| 4.5 磷脂的降解代谢 .....            | 97  |
| 4.6 交换过程 .....               | 101 |
| 4.7 磷脂降解酶的功能 .....           | 102 |
| 4.8 磷脂与生物膜结构 .....           | 103 |
| 第 5 章 糖脂.....                | 106 |
| 5.1 糖基甘油酯 .....              | 106 |
| 5.2 糖鞘脂 .....                | 117 |
| 第 6 章 类萜(异戊烯脂质).....         | 140 |
| 6.1 异戊二烯规律与类萜的结构和命名 .....    | 140 |
| 6.2 单萜 .....                 | 143 |
| 6.3 倍半萜 .....                | 146 |
| 6.4 双萜 .....                 | 147 |
| 6.5 三萜 .....                 | 148 |
| 6.6 四萜即类胡萝卜素 .....           | 150 |
| 6.7 橡胶 .....                 | 155 |
| 6.8 类萜维生素 .....              | 156 |
| 6.9 泛醌和泛色烯醇 .....            | 160 |

|       |                       |     |
|-------|-----------------------|-----|
| 6.10  | 质体醌 .....             | 160 |
| 6.11  | 昆虫的类异戊二烯物质 .....      | 162 |
| 第 7 章 | 类固醇 .....             | 164 |
| 7.1   | 类固醇的结构及碳原子编号次序 .....  | 164 |
| 7.2   | 类固醇的母体化合物、修饰和命名 ..... | 166 |
| 7.3   | 胆固醇 .....             | 169 |
| 7.4   | 胆汁酸和胆汁醇 .....         | 190 |
| 7.5   | 类固醇激素 .....           | 196 |
| 7.6   | 维生素 D .....           | 207 |
| 第 8 章 | 脂蛋白 .....             | 209 |
| 8.1   | 引言 .....              | 209 |
| 8.2   | 血浆脂蛋白的分类 .....        | 209 |
| 8.3   | 脂蛋白的脂质和蛋白质组分 .....    | 212 |
| 8.4   | 脂蛋白的结构 .....          | 219 |
| 8.5   | 脂蛋白的代谢 .....          | 222 |
| 参考文献  | .....                 | 231 |

# 第 1 章 引 言

脂质,亦称脂类或类脂,是生物体内一大类重要有机化合物。脂质包括的范围很广,这些物质不但化学成分和化学结构有很大的差异,而且具有不同的生物功能;但它们具有不溶于水,而易溶于脂肪溶剂(醇、醚、氯仿、苯等非极性有机溶剂)的共同特性。脂质的这种共同特性主要是由构成它们的长碳氢链结构成分而决定的。

脂质的化学结构:有由碳、氢和氧组成的简单链状分子;也有具有多种成分的复杂支链结构和环状结构。虽然生物体有这样一大类化学结构差异很大的各种脂质,但它们在生物体内经常与其他化合物结合在一起形成杂交分子:如糖脂和脂多糖含有糖类和脂质分子;脂蛋白则是脂质与蛋白质组成的重要的生物大分子,负责在动物体内输运脂质。这类杂交分子兼有两种不同化合物的物理和化学特性。生物膜则是结构更为复杂的脂蛋白结构。

脂质不但化学结构各异,而且具有各种重要的生物功能。脂肪酸是生物体的重要代谢燃料,它以甘油三酯(即脂肪)的形式贮存能量;同时也是许多结构脂质的基本构件。在体表处的脂质(脂肪)具有防止机械损伤和防止体内热量散失的保护作用。磷脂、少量糖脂和胆固醇是生物膜的重要结构组分。磷脂(和糖脂)的亲水脂特性给生物膜构成具有极性表面和疏水性内衬的双分子层结构。膜双分子层作为通透性屏障有效地控制体内代谢产物的流失和外源有毒物质的渗入。脂质作为细胞表面物质,与细胞表面识别、种属特异性和组织免疫等生物功能有密切的关系。此外,各种脂质在代谢上也有千丝万缕的联系,因此往往把这些结构各异的化合物放在一起进行讨论。

脂质可按不同的方法分类,比较理想的分类方法是根据构成脂质的成分进行分类:

I. 简单脂质 脂肪酸与各种不同的醇类形成的酯。

1. 酰基甘油酯: 甘油三酯,甘油二酯,甘油单酯,烷基醚(或 $\alpha, \beta$ -烯基醚)-酰基甘油酯。

2. 蜡: 真蜡——长链一元醇的脂肪酸酯,如蜂蜡。

固醇蜡——固醇与脂肪酸形成的酯,如羊毛蜡。

维生素 A 酯。

维生素 D 酯。

II. 复合脂质 含有其他化学基团的脂肪酸酯。

1. 磷脂: 含磷酸基团的复合脂质。在很多情况下还含有结构不同的小分子化合物连接在磷酸上。

(1) 磷酸甘油酯,如卵磷脂等等。

(2) 鞘磷脂是含鞘氨醇的磷脂(有时将它归于鞘脂质一类内)。

2. 糖脂: 含糖类残基的复合脂质。

(1) 糖基甘油酯 在结构上与磷酸甘油酯相类似,主链是甘油,含脂肪酸链,但不含磷酸及胆碱等化合物,而代之以糖类,如半乳糖基甘油二酯。

表 1-1 各类脂质的生物功能

| 脂 质 类 别                  | 生 物 功 能                                                 |
|--------------------------|---------------------------------------------------------|
| 脂肪酸及其衍生物:                |                                                         |
| 脂肪酸                      | 生物体的代谢燃料;其他脂质的基本构件                                      |
| 前列腺素                     | 细胞内的抑扬调节剂                                               |
| 酰基甘油酯:                   |                                                         |
| 甘油三酯                     | 生物体贮存能量;体表防止机械损伤及防止热量散失<br>某些器官的保护性脂肪垫                  |
| 甘油二酯,甘油单酯                | 代谢中间产物;有助于消化道内脂质的乳化                                     |
| 烷基醚酰基甘油酯                 | 鱼(肝)油的组分                                                |
| 蜡:                       |                                                         |
| 真蜡 }<br>固醇蜡 }            | 皮肤,毛皮,羽毛;高等植物的叶片、果实的表层以及某些昆虫的外骨骼的保护性外衣                  |
| 磷脂:                      |                                                         |
| 磷酸甘油酯                    | 生物膜的重要结构组分                                              |
| 鞘磷脂                      | 生物膜的重要结构组分(高等动物神经组织及其他组织)                               |
| 糖脂:                      |                                                         |
| 糖基甘油酯                    | 高等植物光合组织的组分;动物脑组织髓鞘形成有关的脂质;细菌内维持膜结构的完整,参与细菌多糖的合成        |
| 糖鞘脂:                     |                                                         |
| 中性糖鞘脂(包括脑苷脂,脑硫脂及红细胞糖苷脂等) | 神经组织(及其他组织)的重要细胞表面组分;红细胞糖苷脂具有血型专一性                      |
| 酸性糖鞘脂(神经节苷脂)             | 神经组织(及其他组织)细胞膜的结构组分;参与神经传导,细胞表面识别,组织免疫等                 |
| 类萜与异戊烯脂质:                |                                                         |
| 烯萜类                      | 植物香精精油组分;生物通讯的信息素;合成固醇的前体;(类胡萝卜素)吸收光能传递给叶绿素 a, 保护它不被光氧化 |
| 多萜醇                      | 在合成细胞表面的脂多糖、磷壁质和糖蛋白的过程中具有辅酶样功能                          |
| 维生素 A                    | 与视觉有关的维生素                                               |
| 维生素 E(生育酚)               | 抗氧化剂,维护脂质构型,稳定膜结构;抗不育症                                  |
| 维生素 K                    | 抗出血功能                                                   |
| 泛醌(辅酶 Q)与泛色烯醇            | 线粒体生物氧化的电子传递                                            |
| 保幼激素                     | 阻止昆虫幼虫成蛹,使其保持幼虫状态                                       |
| 质体醌                      | 在光磷酸化中起重要作用                                             |
| 类固醇:                     |                                                         |
| 固醇类:                     |                                                         |
| 动物固醇(胆固醇)                | 生物膜及脂蛋白的结构组分;胆汁酸及类固醇激素的前体                               |
| 植物固醇                     | 植物细胞的重要组分                                               |
| 胆汁酸(和胆汁醇)                | 脂肪消化与吸收过程中乳化脂质形成混合胶囊便于消化吸收                              |
| 类固醇激素                    | 代谢调节                                                    |
| 蜕皮激素                     | 昆虫蜕皮和生长调控                                               |
| 维生素 D                    | 动物体内钙、磷平衡,抗佝偻病                                          |
| 强心苷                      | 强心,治疗心力衰竭                                               |
| 蟾蜍毒                      | 蟾蜍皮肤分泌的防御性毒素                                            |
| 脂蛋白                      | 脂质运载;膜结构                                                |
| 脂多糖                      | 细菌细胞壁;抗原性质                                              |

(2) 糖鞘脂 含鞘氨醇的糖脂(有时将它列入鞘脂质一类内):

中性糖鞘脂 含鞘氨醇、脂肪酸和糖类残基,如脑苷脂、脑硫脂、红细胞糖苷脂等。

酸性糖鞘脂 除鞘氨醇、脂肪酸和糖类残基以外还含有一个或多个唾液酸,如神经节苷脂。

### III. 衍生脂质 从上述脂质衍生的脂质组分。

1. 脂肪酸及其衍生物前列腺素。
2. 长链脂肪醇,如鲸蜡醇等。

### IV. 不皂化的脂质 不含脂肪酸的脂质。

1. 类萜: 亦称异戊烯脂质。异戊二烯的聚合物以及它与其他成分结合组成的杂交异戊烯脂质。包括烯萜类,多萜醇,类胡萝卜素,橡胶,维生素 A、E、K,泛醌(辅酶 Q)与泛色烯醇,质体醌,保幼激素等。

2. 类固醇: 亦称甾族化合物,是环戊稠全氢化菲的衍生物。包括固醇类(动物固醇如胆固醇,羊毛固醇;植物固醇如豆甾醇,谷甾醇等等);胆汁酸和胆汁醇;类固醇激素(肾上腺皮质激素,孕激素,雄激素,雌激素等);昆虫的蜕皮激素;维生素 D;强心苷;蟾蜍毒;皂角苷配基等。

除上述四大类脂质以外,还有脂蛋白和脂多糖等杂交分子。表 1-1 列出各类脂质的生物功能。

脂质的与众不同的溶解特性及化学结构的不均一性在一定程度上影响了脂质生物化学研究的进展。脂质底物及其代谢酶系难溶于水,用经典的酶学技术难以进行有效的深入的研究。最近二十多年以来,新的分离分析技术的发展,同位素示踪技术以及许多物化技术的广泛应用,给脂质生物化学的研究工作提供有力的工具。关于脂质的化学结构分析、脂质代谢及其调节控制方面都积累了大量的资料。另外一方面,脂质家族的新成员还不断地被发现。它们的化学结构和功能之间的联系,以及许许多多与脂质代谢相联系的疾病和遗传性缺陷,更多地引起化学家、生物化学家和临床医生的关注。脂质生物化学不论从基础理论角度,或实际应用角度来看,都是一个重要的值得深入探索的研究领域。本书将系统地介绍脂质生物化学的基础知识以及现阶段的进展,包括各类脂质的化学结构、代谢及其调控以及生物功能等方面。关于与脂质有关的疾病和遗传性缺陷,因篇幅有限,仅略为涉及。

## 第2章 脂 肪 酸

脂肪酸是具有长碳氢链和一个羧基末端的有机化合物的总称。广泛地存在于动物、植物和微生物中。它有两种生物功能：(1) 它们是复合脂质(磷脂和糖脂)的基本构件，这些亲水脂两性脂质分子是生物膜的重要结构组分；(2) 脂肪酸是生物体热能的重要来源。它们以甘油三酯的形式贮存在动物体的脂肪组织或植物种子内。当身体需要的时候，游离脂肪酸(亦称非酯化脂肪酸)就被动员出来给有机体提供能量。但是以游离形式存在的脂肪酸含量极微。从动物、植物和微生物中分离出的脂肪酸已有一百多种。碳氢链有的是饱和的，如棕榈酸、硬脂酸等；有的是含有一个或多个双键的不饱和酸，如油酸、亚油酸等；也有少数脂肪酸含有炔键( $\text{—C}\equiv\text{C—}$ )，支链，环化基团或含氧基团。不同脂肪酸之间的区别主要在于碳链长度、双键的数目及位置和构型，以及其他取代基团的数目和位置。

### 2.1 脂肪酸的结构、命名和特性

在早期，脂肪酸的名称是根据它们的原料来源命名。例如：从棕榈油中分离出的脂肪酸被称为棕榈酸；从桐油分离出的脂肪酸被命名为桐酸，等等。随着大量新的脂肪酸的发现，久而久之就形成了颇为杂乱无章的难以记忆的名称。后来，脂质化学家建议用一种系统化学名称代替那些俗称。但是由于这些系统名称长而繁琐，因此很多人还是习惯地沿用俗称。特别是那些常见的众所周知的脂肪酸如棕榈酸、油酸、亚油酸等等多沿用俗名。

脂肪酸的系统命名法是根据构成它的母体碳氢化合物(烃类)的名称给脂肪酸命名。例如含有十八个碳原子的饱和酸的母体碳氢化合物为十八烷，这种脂肪酸就称为十八(烷)酸，带有一个双键的十八碳不饱和酸称为十八碳单烯酸；带有两个双键的十八碳不饱和酸就称为十八碳二烯酸；余类推。为了表示取代基团(甲基、羟基等)和双键的位置，要给碳原子编号。脂肪酸的碳原子编号系统有三种(图2-1)： $\Delta$ 编号系统是从羧基端开始计数； $\omega$ 编号系统是从甲基端开始计数(现在也称为 $n$ 编号)；也可以用第三种编号系统，即希腊字母编号，从羧基端碳原子算起，第二个碳原子称为 $\alpha$ 碳原子，第三、四、五、六个碳原子分别称为 $\beta$ 、 $\gamma$ 、 $\delta$ 和 $\epsilon$ 碳原子……，在脂肪酸碳链的远羧基端(即甲基端)的甲基碳原子称为 $\omega$ 碳原子。这样一来，不饱和脂肪酸的双键位置就有两种表示方法：(1) 根据 $\Delta$ 编号系统，油酸的化学系统名称为“十八碳-顺-9-单烯酸”，表示十八碳单烯酸在第9—10碳原子之间有一个不饱和顺式双键；亚油酸的化学系统名称为“十八碳-顺-9，顺-12-二烯酸”，表明十八碳二烯酸在第9—10，12—13碳原子之间各有一个顺式双键。系统名称的缩写符号先写出碳原子数目，然后在冒号后面写出双键数目，最后在右上角标出双键的位置和几何构型。例如：十六烷酸写为16:0；油酸写为18:1<sup>cis $\Delta$ 9</sup>；亚油酸写为18:2<sup>cis $\Delta$ 9,12</sup>；余类推。(2) 根据 $\omega$ 编号系统，油酸名为“十八碳-顺 $\omega$ 9-单烯酸”，缩写符号写为18:1<sup>cis $\omega$ 9</sup>；亚油酸名为“十八碳-顺 $\omega$ 6，顺 $\omega$ 9-二烯酸”，缩写符号写为18:2<sup>cis $\omega$ 6,9</sup>。脂肪酸命名通常用 $\Delta$

• • •

|        |                                                                                                                                                                                                                                       |     |       |       |       |       |       |       |       |    |    |    |    |    |
|--------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----|----|----|----|----|
|        | $\text{CH}_3 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{COOH}$ |     |       |       |       |       |       |       |       |    |    |    |    |    |
| Δ编号    | 14                                                                                                                                                                                                                                    | 13  | 12    | 11    | 10    | 9     | 8     | 7     | 6     | 5  | 4  | 3  | 2  | 1  |
| ω编号    | 1                                                                                                                                                                                                                                     | 2   | 3     | 4     | 5     | 6     | 7     | 8     | 9     | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| 希腊字母编号 | ω                                                                                                                                                                                                                                     | ω-1 | ..... | ..... | ..... | ..... | ..... | ..... | ..... | δ  | γ  | β  | α  |    |

图 2-1 脂肪酸碳原子编号系统

表 2-1 某些天然存在的脂肪酸

| 俗名           | 系统名称 | 缩写符号 | 化 学 结 构                                    | 熔点 (°C) | 来源             |
|--------------|------|------|--------------------------------------------|---------|----------------|
| 酪酸           | 丁酸   | 4:0  | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_2\text{COOH}$    | -4.7    | 乳脂             |
| 羊油酸          | 己酸   | 6:0  | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4\text{COOH}$    | -1.5    | 乳脂             |
| 羊脂酸          | 辛酸   | 8:0  | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_6\text{COOH}$    | 16.7    | 乳脂             |
| 羊蜡酸          | 癸酸   | 10:0 | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_8\text{COOH}$    | 31.6    | 椰子油, 棕榈油       |
| 月桂酸          | 十二烷酸 | 12:0 | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{10}\text{COOH}$ | 44.2    | 月桂油, 椰子油       |
| 肉豆蔻酸         | 十四烷酸 | 14:0 | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{12}\text{COOH}$ | 54.1    | 肉豆蔻油           |
| 棕榈酸<br>(软脂酸) | 十六烷酸 | 16:0 | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{14}\text{COOH}$ | 62.7    | 棕榈油, 橄榄油, 动物脂质 |
| 硬脂酸          | 十八烷酸 | 18:0 | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{16}\text{COOH}$ | 69.6    | 牛油, 可可脂        |
| 花生酸          | 二十烷酸 | 20:0 | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{18}\text{COOH}$ | 75.4    | 花生油            |
| 山萘酸          | 廿二烷酸 | 22:0 | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{20}\text{COOH}$ | 80.0    | 植物种子油, 脑脂质     |
| 海狗油酸         | 廿四烷酸 | 24:0 | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{22}\text{COOH}$ | 84.2    | 脑脂质, 巴西西蜡棕蜡    |
| 蜡酸           | 廿六烷酸 | 26:0 | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{24}\text{COOH}$ | 87.7    | 蜂蜡, 巴西蜡棕蜡      |
| 褐煤酸          | 廿八烷酸 | 28:0 | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{26}\text{COOH}$ | 90.9    | 褐煤蜡            |
| 蜂花酸          | 卅烷酸  | 30:0 | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{28}\text{COOH}$ | 93.6    | 蜂蜡             |
| 紫胶蜡酸         | 卅二烷酸 | 32:0 | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{30}\text{COOH}$ | —       | 紫胶虫蜡           |

常见的不饱和脂肪酸

|       |                         |                                             |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |              |                  |
|-------|-------------------------|---------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------|------------------|
| 棕榈油酸  | 十六碳-顺9-单烯酸              | 16:1 <sup>cisΔ<sup>9</sup></sup>            | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7 \begin{array}{c} \diagup \\ \text{H} \end{array} \text{C} = \text{C} \begin{array}{c} \diagdown \\ \text{H} \end{array} (\text{CH}_2)_7\text{COOH}$                                                                                                                                         | -0.5<br>至0.5 | 种子油, 鱼油          |
| 油酸    | 十八碳-顺9-单烯酸              | 18:1 <sup>cisΔ<sup>9</sup></sup>            | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7 \begin{array}{c} \diagup \\ \text{H} \end{array} \text{C} = \text{C} \begin{array}{c} \diagdown \\ \text{H} \end{array} (\text{CH}_2)_7\text{COOH}$                                                                                                                                         | 13.5         | 动植物脂质            |
| 神经酸   | 廿四碳-顺15-单烯酸             | 24:1 <sup>cisΔ<sup>15</sup></sup>           | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_9 \begin{array}{c} \diagup \\ \text{H} \end{array} \text{C} = \text{C} \begin{array}{c} \diagdown \\ \text{H} \end{array} (\text{CH}_2)_{13}\text{COOH}$                                                                                                                                      | 39.0         | 脑脂质, 鱼油          |
| 亚油酸   | 十八碳-顺9, 顺12-二烯酸         | 18:2 <sup>cisΔ<sup>9, 12</sup></sup>        | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4 \begin{array}{c} \diagup \\ \text{H} \end{array} \text{C} = \text{C} \begin{array}{c} \diagdown \\ \text{H} \end{array} (\text{CH}_2)_4 \begin{array}{c} \diagup \\ \text{H} \end{array} \text{C} = \text{C} \begin{array}{c} \diagdown \\ \text{H} \end{array} (\text{CH}_2)_7\text{COOH}$ | -5.0         | 大豆油, 亚麻子油        |
| γ-亚麻酸 | 十八碳-顺6, 顺9, 顺12-三烯酸     | 18:3 <sup>cisΔ<sup>6, 9, 12</sup></sup>     | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4 - \text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2 - \text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2 - \text{CH} = \text{CH} - (\text{CH}_2)_4\text{COOH}$                                                                                                                                                           |              | 植物种子, 动物脂质, 藻类脂质 |
| α-亚麻酸 | 十八碳-顺9, 顺12, 顺15-三烯酸    | 18:3 <sup>cisΔ<sup>9, 12, 15</sup></sup>    | $\text{CH}_3 - \text{CH}_2 - \text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2 - \text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2 - \text{CH} = \text{CH} - (\text{CH}_2)_7\text{COOH}$                                                                                                                                                            | -11.0        | 大豆油, 亚麻子油        |
| 花生四烯酸 | 廿碳-顺5, 顺8, 顺11, 顺14-四烯酸 | 20:4 <sup>cisΔ<sup>5, 8, 11, 14</sup></sup> | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_5 \text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2 - \text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2 - \text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2 - \text{CH} = \text{CH} - (\text{CH}_2)_3\text{COOH}$                                                                                                                       | -49.5        | 脑磷脂, 苔藓, 藻类      |

表 2-2 其他不常见的脂肪酸(举例)

| 俗名            | 系统名称                         | 化学结构                                                                                                                                                                                                                                                     | 来源        |
|---------------|------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| 异油酸           | 十八碳-顺 11-单烯酸                 | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$                                                                                                                                                            | 细菌(大肠杆菌)  |
| —             | 廿碳-顺 9-单烯酸                   | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_9\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2(\text{CH}_2)_9\text{COOH}$                                                                                                                                                            | 沙丁鱼, 鲱鱼油  |
| 顺芥子酸          | 廿二碳-顺 13-单烯酸                 | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_9\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2(\text{CH}_2)_{11}\text{COOH}$                                                                                                                                                         | 油菜子, 芥子   |
| —             | 十六碳-反 5-单烯酸                  | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$                                                                                                                                                            | 细菌        |
| 反油酸           | 十八碳-反 9-单烯酸                  | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$                                                                                                                                                            | 种子        |
| —             | 十八碳-反 9, 反 12-二烯酸            | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$                                                                                                                     | 紫葳科植物种子   |
| 去甲亚麻酸         | 十七碳-顺 8, 顺 11, 顺 14-三烯酸      | $\text{CH}_3\cdot\text{CH}_2\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2(\text{CH}_2)_6\text{COOH}$                                                                             | 百里香属植物种子  |
| 鲱鱼酸           | 廿二碳-全顺 7, 10, 13, 16, 19-五烯酸 | $\text{CH}_3\cdot\text{CH}_2\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2(\text{CH}_2)\text{COOH}$ | 鱼脂质, 动物磷脂 |
| 石榴酸           | 十八碳-顺 9, 反 11, 顺 13-三烯酸      | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$                                                                              | 种子        |
| $\alpha$ -桐油酸 | 十八碳-顺 9, 反 11, 反 13-三烯酸      | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2\text{CH}=\text{C}(\text{H})\text{CH}_2(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$                                                                              | 桐油        |

|                 |                                         |                                                                                                                      |             |
|-----------------|-----------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| 硬脂酸             | 十八碳-9-炔酸                                | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7-\text{C}\equiv\text{C}-(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$                                       | 种子          |
| 还阳参油酸           | 十八碳-顺 9 烯-12-炔酸                         | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_8-\text{C}\equiv\text{C}-\text{CH}_2-\text{C}=\text{C}-(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$         | 种子, 霉菌      |
| 西门木炔酸           | 十八碳-9 炔-反 11-烯酸                         | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7-\text{C}=\text{C}-\text{CH}=\text{C}-(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$                         | 西门木种子       |
| 蘋婆酸             | 8-[2-辛基环丙烯]辛酸                           | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7-\text{C}\equiv\text{C}-\text{C}(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$                               | 梧桐科植物种子     |
| 乳杆菌             | 10-[2-己基环丙烯]癸酸                          | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_9-\text{CH}-\text{CH}-(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$                                          | 阿拉伯乳酸杆菌     |
| 鳕鱼酸             | 13-[2-环戊烯]十三烷酸                          |                                                                                                                      | 鳕鱼仁油        |
| 大风子酸            | 环戊基十三烷酸                                 |                                                                                                                      | 大风子         |
| 告尔酸             | 13-[2-环戊烯]<br>十三碳-6-烯酸                  |                                                                                                                      | 大风子科植物      |
| (+)斑鸠菊酸         | 顺 12,13-环氧十八碳-顺 9-单烯酸<br>(顺 12,13-环氧油酸) | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7-\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$          | 斑虫斑斑菊种子     |
| 蓖麻(醇)酸          | 12D-羟基-十八碳-顺 9-烯酸                       | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7-\text{CH}(\text{OH})-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$         | 蓖麻子油, 麦角菌脂质 |
| 脑脂酸             | 2-羟基廿四烷酸                                | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{11}-\text{CH}(\text{OH})-\text{COOH}$                                                     | 脑脂质         |
| $\alpha$ -羟基神经酸 | 2-羟基廿四碳-顺 15-烯酸                         | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7-\text{CH}(\text{OH})-\text{C}(\text{CH}_2)_7=\text{CH}-\text{CH}(\text{OH})-\text{COOH}$ | 脑脂质         |
| $\alpha$ -羟基硬脂酸 | 2-羟基十八烷酸                                | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{16}-\text{CH}(\text{OH})-\text{COOH}$                                                     | 玉米, 大豆脂质    |

表 2-2 (续)

| 俗 名             | 系统名称                        | 化 学 结 构                                                                                                                                                                                                                                                                     | 来 源        |
|-----------------|-----------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| $\alpha$ -羟基硬脂酸 | 3-羟基癸酸                      | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7-\underset{\text{OH}}{\text{CH}}-\text{CH}_2-\text{COOH}$                                                                                                                                                                                        | 固氮菌, 绿脓杆菌  |
| -               | 3-羟基十六烷酸                    | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{11}-\underset{\text{OH}}{\text{CH}}-\text{CH}_2-\text{COOH}$                                                                                                                                                                                     | 红酵母菌       |
| 软木醇酸            | 13-羟基廿二烷酸                   | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_9-\underset{\text{OH}}{\text{CH}}-(\text{CH}_2)_11-\text{COOH}$                                                                                                                                                                                   | 软木; 念珠菌    |
| -               | 赤藓-13,14-二羟基廿二烷酸            | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7-\underset{\text{OH}}{\text{CH}}-\underset{\text{OH}}{\text{CH}}-(\text{CH}_2)_11-\text{COOH}$                                                                                                                                                   | 小豆蔻属植物脂质   |
| -               | 苏阿-9,10,18-三羟基十八烷酸          | $\text{HO}-\underset{\text{OH}}{\text{CH}}_2(\text{CH}_2)_7-\underset{\text{OH}}{\text{CH}}-\underset{\text{OH}}{\text{CH}}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH}$                                                                                                                    | 软木, 夹竹桃科叶子 |
| 蜡核硬脂酸           | 10, 甲基十八烷酸                  | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7-\underset{\text{CH}_3}{\text{CH}}-(\text{CH}_2)_9-\text{COOH}$                                                                                                                                                                                  | 分支杆菌       |
| 蜡核菌烯酸           | 2,4,6-三甲基十八碳-2-烯酸           | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_11-\underset{\text{CH}_3}{\text{CH}}-\underset{\text{CH}_3}{\text{CH}}-\underset{\text{CH}_3}{\text{CH}}=\text{C}-\text{COOH}$                                                                                                                    | 细菌         |
| -               | 2-十四烷基-3-羟基十八烷酸             | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4-\underset{\text{OH}}{\text{CH}}-\underset{(\text{CH}_2)_9}{\text{CH}}-\text{COOH}$                                                                                                                                                              | 细菌         |
| -               | 4-氧代-十八碳-顺 9-反 11, 反 13-三烯酸 | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_3-\underset{\text{trans}}{\text{CH}}=\underset{\text{trans}}{\text{CH}}-\underset{\text{cis}}{\text{CH}}=\underset{\text{cis}}{\text{CH}}-(\text{CH}_2)_4-\overset{\text{O}}{\underset{\text{O}}{\text{C}}}-\text{C}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH}$ | 种子油        |

## 编号系统。

高等动植物的脂肪酸都是偶数碳原子酸，奇数碳原子的脂肪酸极少。碳链长度范围为  $C_{12}$ — $C_{28}$ ，最常见的是  $C_{16}$  和  $C_{18}$  酸。 $C_{12}$  以下的饱和脂肪酸主要存在于哺乳动物的乳脂内。绝大多数不饱和脂肪酸中的双键是顺式构型 (cis)，只有极少数反式双键 (trans)。高等动植物的单烯酸双键位置在第 9—10 碳原子之间。多烯酸分子中两个双键之间往往由一个甲基隔开 ( $-\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-$ )，故称为非共轭烯酸。只有极少数植物脂肪酸含有共轭双键 ( $-\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}=\text{CH}-$ ) 故称为共轭烯酸。植物还含有带炔键的脂肪酸(共轭炔酸和非共轭炔酸)，但极为稀少。细菌脂肪酸超过 20 种，绝大多数是饱和脂肪酸和单烯酸的各种特殊异构体。碳链长度  $C_{12}$ — $C_{18}$ 。此外，细菌还含有支链(甲基)的、含羟基的和含环丙基的脂肪酸。近年来，在种子油内找到许多新的不常见的脂肪酸，如某些共轭烯酸和共轭炔酸，含环丙基或环丙烯的以及含环戊基和环戊烯的脂肪酸，环氧脂肪酸，羟基脂肪酸(包括多羟基酸)等等。表 2-1 和表 2-2 列出某些天然存在的脂肪酸及不常见的脂肪酸。

| 组别         | 母体脂肪酸名称       | 化 学 结 构                                                                                                                                                                            |
|------------|---------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| $\omega 7$ | 棕榈油酸          | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_5 \cdot \text{CH}=\text{CH} \cdot (\text{CH}_2)_7 \cdot \text{COOH}$                                                                                     |
| $\omega 9$ | 油酸            | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7 \cdot \text{CH}=\text{CH} \cdot (\text{CH}_2)_7 \cdot \text{COOH}$                                                                                     |
| $\omega 6$ | 亚油酸           | $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4 \cdot \text{CH}=\text{CH} \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}=\text{CH} \cdot (\text{CH}_2)_7 \cdot \text{COOH}$                                         |
| $\omega 3$ | $\alpha$ -亚麻酸 | $\text{CH}_3 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}=\text{CH} \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}=\text{CH} \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_5 \cdot \text{COOH}$ |

按照  $\omega$  编号系统可将多不饱和脂肪酸分成四组。哺乳动物能在体内全程合成长链饱和脂肪酸，再经去饱和合成单烯酸(油酸)，也能将油酸去饱和产生二烯酸  $18:2^{\text{cis}\Delta 6,9}$  (即  $18:2^{\text{cis}\omega 9,12}$ )，再经去饱和与延伸反应顺序产生三烯酸  $18:3^{\text{cis}\Delta 3,6,9}$  (即  $18:3^{\text{cis}\omega 9,12,15}$ ) 和  $20:3^{\text{cis}\Delta 3,8,11}$  (即  $20:3^{\text{cis}\omega 9,12,15}$ ) 和四烯酸  $20:4^{\text{cis}\Delta 2,5,8,11}$  (即  $20:4^{\text{cis}\omega 9,12,15,18}$ )。但哺乳动物不能从油酸合成亚油酸、亚麻酸和花生四烯酸。 $\omega 9$  组不饱和脂肪酸的第一个双键都位于  $\omega 9$  与  $\omega 10$  碳原子之间，故称为  $\omega 9$  组；其第一个成员是油酸。 $\omega 6$  组不饱和脂肪酸的第一个成员为亚油酸( $18:2^{\text{cis}\Delta 9,12}$  即  $18:2^{\text{cis}\omega 6,9}$ )，其他都是从亚油酸衍生的；经去饱和与延伸反应顺序产生  $\gamma$ -亚麻酸( $18:3^{\text{cis}\Delta 9,12,15}$ ，即  $18:3^{\text{cis}\omega 6,9,12}$ ) 和花生四烯酸( $20:4^{\text{cis}\Delta 5,8,11,14}$  即  $20:4^{\text{cis}\omega 6,9,12,15}$ )。这一组不饱和脂肪酸的结构特点是都具有  $\omega 6$  和  $\omega 9$  两个双键。值得注意哺乳动物只能从食物中的植物脂质获得亚油酸，再从亚油酸合成  $\gamma$ -亚麻酸和花生四烯酸。这些脂肪酸是维持哺乳动物(包括人类幼儿)正常生长所必需的，故称之为“必需脂肪酸”。动物从植物获得亚油酸就能合成  $\gamma$ -亚麻酸和花生四烯酸，因此严格地说只有亚油酸是绝对必需的脂肪酸。哺乳动物体内所含的必需脂肪酸以亚油酸含量最多，占甘油三酯和磷酸甘油酯内脂肪酸总量的 10% 以上。 $\omega 7$  组不饱和脂肪酸的第一个成员是棕榈油酸，结构特点是具有  $\omega 7$  双键，动物能从棕榈酸去饱和合成棕榈油酸。 $\omega 3$  组不饱和脂肪酸的第一个成员是  $\alpha$ -亚麻酸( $18:3^{\text{cis}\Delta 9,12,15}$  即  $18:3^{\text{cis}\omega 3,6,9}$ )，结构特点是都具有  $\omega 3, 6, 9$  三个双键。动物不能在体内合成  $\omega 3$  组不饱和脂肪酸。

脂肪酸及其衍生的脂质的性质与脂肪酸的链长和不饱和程度有密切关系。脂肪酸分子的碳链越长，熔点越高。不饱和脂肪酸的熔点比同等链长的饱和脂肪酸的熔点低(表 2-1)。脂肪酸的熔点影响酰基脂质的物理特性，动物脂肪如牛油含饱和脂肪酸较多，熔

点为 31—38℃；在常温下呈固态；植物油如大豆油内不饱和脂肪酸含量占脂肪酸总量的 86% 左右，熔点约为 -10—-16℃；在常温下呈液态。饱和脂肪酸和不饱和脂肪酸具有不同的构象。饱和脂肪酸的碳链中的每个单键完全能自由旋转，故有很大数目的构象形式。完全伸展的形式几乎是一条直链，是饱和脂肪酸的最稳定的构象。不饱和脂肪酸由于有不能自由旋转的双键，从而使整个分子呈现一个或多个刚性扭结。顺式构型的双键使脂肪酸碳链产生约 30° 的扭曲；而反式构型的双键则近似于饱和脂肪酸的伸展形式（图 2-2）。顺式脂肪酸在触媒存在下加热可转变成为反式构型，如油酸转变成为反油酸（具有较高的熔点）。液态植物油催化加氢制造半固体食用油（人造黄油麦淇淋）时产生较大量反油酸。人类组织的脂质中能找到反油酸，可能是由于食用人造黄油的缘故。

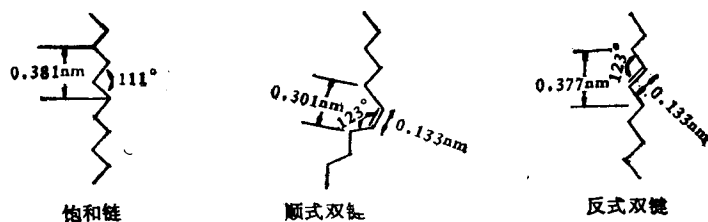


图 2-2 脂肪酸双键的几何构型（摘自 A. L. Lehninger, Biochemistry, 2nd Ed., Chap. 11）

生物体没有能力对付那些在体温条件下（37℃）呈固态的脂质。事实上动物脂质并不是单一的分子，通常是含有各种不同链长和不同饱和程度的脂肪酸的混合脂质，其中不饱和脂肪酸比饱和脂肪酸多。特别是植物和生活在低温条件下的生物（如鲸、海象和熊等）更为显著。皮下脂肪的不饱和程度较体内脂肪的不饱和程度高，熔点更低。故在较低的体表温度下，仍能保持半液态或液态。这种脂肪酸组成的多样性和复杂性使脂质分子保持半液态，从而有助于机体代谢的运转。

## 2.2 脂肪酸的动员和输运

### 2.2.1 甘油三酯是高度浓缩的能量贮存形式

动物将脂肪酸以甘油三酯的形式贮存在脂肪组织内，高等植物则贮存在果实或种子内。长链脂肪酸是哺乳动物的重要能源。它可以被机体细胞降解提供能量，或者以甘油三酯的形式贮存在脂肪细胞内，或者作为其他复合脂质的构件。氧化 1 克脂肪所释放的能量约为 9.3 千卡，而氧化 1 克糖类或蛋白质仅能产生约 4 千卡的能量。这样大的热卡产量的差异是因为脂肪是非极性化合物，以无水的形式贮存在体内；而糖原和蛋白质具有极性，而且是高度水合的形式。在机体内贮存的糖原所占的体积相当于同重量脂肪所占体积的 4 倍左右。

### 2.2.2 动物的脂肪酸贮藏库——脂肪组织

哺乳动物贮藏脂肪酸的主要场所是白色脂肪组织，皮下、腹腔、胸腔、肌肉及骨髓内都有。其他组织如肝、肾虽然也含有脂肪，但它们并不释放游离脂肪酸。另外，在动物体内某些区域形成集中的脂肪块，如副睾和子宫旁的脂肪垫。有些动物能大量地贮存脂肪。如