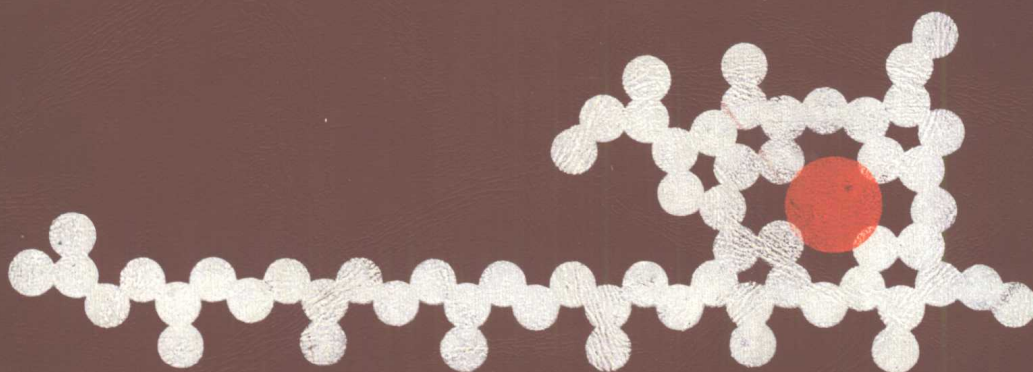


大學生物化學

BIOCHEMISTRY

上册

ALBERT L. LEHNINGER 原著
陳國成・劉學絢・林彩蓮 合譯



25
LAL

大學生物化學

BIOCHEMISTRY

— 上冊 —

細胞結構與功能之分子基礎

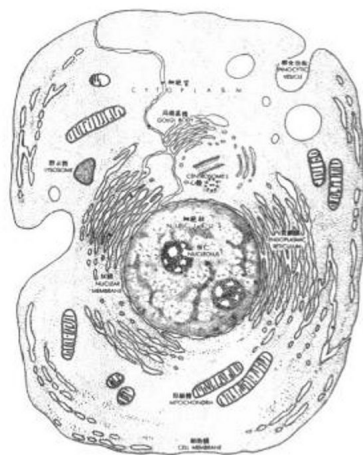
(THE MOLECULAR BASIS OF CELL
STRUCTURE AND FUNCTION)

原作者：ALBERT L. LEHNINGER

(美國 約翰·霍布金斯大學醫學院)

編譯者：陳國成 (國立中興大學 化學系)

合譯者：劉學絢·林彩蓮



大中國圖書公司 印行

67996

大學生物化學

BIOCHEMISTRY

—下冊—

細胞結構與功能之分子基礎

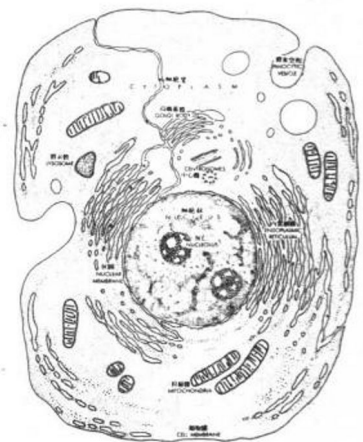
(THE MOLECULAR BASIS OF CELL
STRUCTURE AND FUNCTION)

原作者：ALBERT L. LEHNINGER

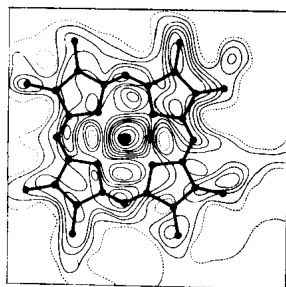
(美國 約翰·霍布金斯大學醫學院)

編譯者：陳國成 (國立中興大學 化學系)

合譯者：劉學絢·林彩蓮·陳莉莉·林明勇



大中國圖書公司 印行



大學生物化學

BIOCHEMISTRY

The Molecular Basis of Cell
Structure and Function
by Albert L. Lehninger

Originally Published by
WORTH PUBLISHERS, INC.

CHINESE EDITION Translated by
Prof. Robert Kuo-Cheng Chen, etc.

Published by
GREAT CHINA BOOK COMPANY
Taipei, Taiwan, China
First Printing August, 1972

大學生物化學 上冊

細胞結構與功能之分子基礎

原作者：Albert L. Lehninger

編譯者：陳國成

合譯者：劉學絢 · 林彩蓮

編排及設計：何子佳 · 陳莉莉

丘育汕 · 王寶猜

發行人：薛瑜

發行所：大中國圖書公司

臺北市重慶南路一段六十六號

劃撥帳號：二六一九號

電話：三一一一四八七號

排版者：廣益印書局

臺中市北屯路二八六號

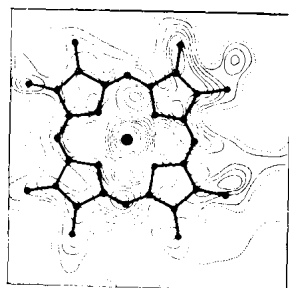
印刷者：興臺彩色印刷有限公司

臺中市忠孝路六十四號

定價：基本定價九元（平裝本）

新聞局登記證：局版臺業字第C六五三號

中華民國七十一年八月再版



大學生物化學

BIOCHEMISTRY

The Molecular Basis of Cell
Structure and Function

by Albert L. Lehninger

Originally Published by
WORTH PUBLISHERS, INC.

CHINESE EDITION Translated by
Prof. Robert Kuo-Cheng Chen, etc.

Published by
GREAT CHINA BOOK COMPANY
Taipei, Taiwan, China
First Printing January, 1974

大學生物化學 下冊

細胞結構與功能之分子基礎

原作者：Albert L. Lehninger

編譯者：陳

合譯者：劉學絢

編排及設計：馬陳莉莉林林

索引編輯：黃鈴鈴彭壽

校對者：廖欽祥陳起

發行人：薛

發行所：大中國圖書公司

臺北市重慶南路一段六十六號

劃撥帳號：二六一九號

電話：三一—一四八七號

排版者：廣益印書局

印刷者：江淮彩色印刷有限公司

臺中市北屯路二八六號

基本定價：壹拾貳元（平裝本）

臺北市克難街四〇六巷二十九號

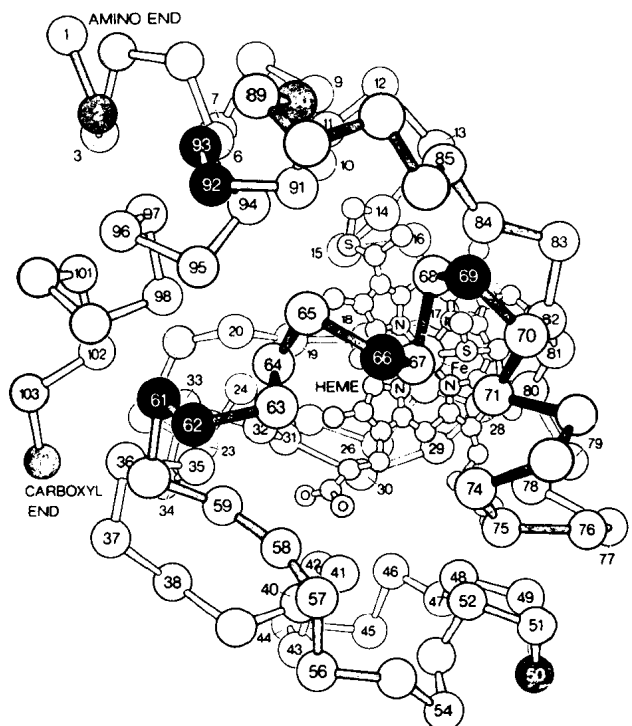
新聞局登記證：局版臺業字第〇六五三號

中華民國六十八年二月再版

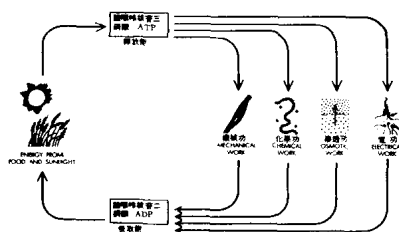
中華

大學生物化學

BIOCHEMISTRY



W/SB/23



前 言

此書是為首次研習以及可能僅修一次生物化學的學生所寫，無論是大學部或研究所或醫學院的學生均甚適合。筆者承擔此項工作，乃因欲將此一科學之近貌觀點，傳授給學生。生物化學已不再僅僅是生物所發生的及許多有機化合物酵素反應之一篇綱目而已。在過去幾年內，隨著許多新事實之發現，生物化學已獲得一系列組織化的原則，使此學科成為更簡單而易於瞭解，同時，也是分析許多生物學上重要難題之更有力途徑。

究竟何以致此？乃因科學研究的每一門，在其演進之中，總有某一時期經歷深刻的變遷，集合起廣泛分散的事實與假說，由一些基本觀念將之統一，凝結成合乎邏輯的結晶圖樣。生物化學受到新的實驗發現與新見識之刺激，已經在進行此種變遷。其中包含有認識細胞中能量傳遞之原則；調整主要代謝路徑之機構；關於膜之重要性；核糖體的研究；以及其他細胞內超微結構要素該等之分子活性；同時尚對由胺基酸順序以決定蛋白質分子之三次元構造，因而決定其生物功能，此項重大影響工作已獲致結論。又遺傳學之分子基礎上所得新知，已使所有的生物學改觀，且具有最深遠的影響力。因為這些發展事實，如今生物化學已有個中心課題，也即其研究主旨，筆者擬在緒言中設法用簡明字句表達之。

此書主要論述係以細胞基準上來闡解生物化學，尤其對組織化的原則作最清晰說明。筆法側重於中心觀念的解釋，而不在於仿效生物學之百科全書或作細節上的敘述。全書計分四個主要部份：

1. 生物分子 (*Biomolecules*)
2. 能量之產生過程 (*Energy-yielding processes*)
3. 能量之需求過程 (*Energy-requiring processes*)
4. 遺傳信息之傳遞 (*Transfer of genetic information*)

上述各主題的再細分工作，則以合乎邏輯方式分述為各章節，期望對於學生和教師均有個完整的“體系”，供作全期授課或討論之內容。筆者同意許多教師的建議，認為有些生物分子構造和性質，最好與其代謝作用一併討論，但仍然為了學生研習方便起見，選定最主要各種型式的生物分子，將其構造、化學及存在等方面的大部份資料，收集於「第一

部」部分。對於上項建議在此書中仍是頗為可行的。筆者相信如此較容易參考，使該建議仍有可行之彈性收效。

現今，生物化學有許多新的尚待研究之領域。是以在篇章中凡屬於一些最有前途者均加以描述：例如蛋白質合成之調整及其在細胞分化中的任務；自身組合與形態發生學之分子基礎；以及生命的起源。

這些篇章也許很快地就不合時代，但是筆者深望能提供給好學同學們一些未來的生物化學智識。

誌 謝

許多人將會體認到單由筆者薄弱力量去寫一本具有深度的生物化學教本，實為不智之舉。幸有出版公司的贊助，敦聘許多化學家，生物化學家以及生物學家，他們對本書所編述之各章節領域均曾有精湛的研究或富有經驗的教導；提供了寶貴的批評和建議。幾乎每一章都經由至少一位，乃至數位權威人士的閱讀與指示。深感到對他們虧欠不少，不僅是得到熱誠的鼓勵並且偶爾也得到坦率的批評，指點出唯有真正專家才能表達的見識與洞察力。也許，本書中尚有無可避免地一些事實方面、解釋方面、或者語氣上的錯誤，但是這些漏誤應諒諸於筆者個人。同樣地，衷心極為感激學生以及教師所給予的註釋、批評和錯誤提示及各種有關改進的建議，以使將來重印或再版予以更正，期求全書更為完美。

對於下列審閱者，謹致真摯的謝意：

Jay Martin Anderson, Christian B. Anfinsen,
Robert E. Beyer, R. G. S. Bidwell, Rodney L. Biltonen,
Konrad E. Bloch, Benjamin Bouck, Daniel Branton,
Robert H. Burris, Melvin Calvin, Roderick K. Clayton,
Helena Curtis, Robert E. Davies, Bernard D. Davis,
John T. Edsall, Paul T. Englund, Allan H. Fenselau,
J. Lawrence Fox, Richard Goldsby, Ursula Johnson
Goodenough, Guido Guidotti, Gordon G. Hammes,
William F. Harrington, Edward C. Heath, Harold G.
Hempling, Donald P. Hollis, Lloyd L. Ingraham, Andre T.
Jagendorf, William P. Jencks, Daniel E. Koshland, Jr.,
Sir Hans A. Krebs, Myron Ledbetter, William J.
Lennarz, Richard C. Lewontin, Julius Marmur, Daniel
Nathans, Leslie Orgel, Peter L. Pedersen, Keith R. Porter,
David Prescott, John Sinclair, Gunther Stent, Jack L.
Strominger, Maurice Sussman, Serge N. Timasheff, and
William B. Wood.

同時也感謝其他許多人，致謝列於書末，對於慷慨地應允准予引用各種插圖，電子顯微圖片及其他敘述文件，致深謝忱。

筆者亦十分感激 Worth 出版公司及其全體職員的支助，並能真正有興趣於學生及教師的需要，尤感激對於一位大學作者的鑑賞和支持，共同期望出版一本富於教育性的有益書籍。

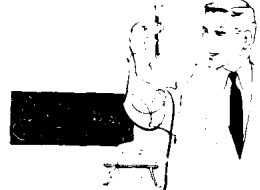
在 Johns Hopkins 醫學院的生理化學系中，筆者的同事們曾提供許多意見，特別是在計劃此書時所疏漏之處，亦承補遺和指正。尤其是 Linda Hansford 給予無價珍貴的幫助；在改進閱讀，附錄，檢查習題，收集資料及參攷諸方面，以一學生之觀點提供許多寶貴的意見。也感謝 Konald Garrett 的攝影分子模型，及秘書 Peggy Ford 不僅於授課、研究、系務和寫書方面，有效地安排時間與注意事項，而且將文稿中許多章節整理清楚。

最後，筆者對家人表示深摯的感激，他們在我寫書時耐心地忍受許多週末及夜晚，且在我最需要時給予最大的鼓勵。

ALBERT L. LEHNINGER

Sparks, Maryland
March, 1970

譯 者 序



多年來一直盼望寫一本取材新穎，編排合理、內容充實的生物化學教本。自歸國後，此一心願尤為殷切，惟四載以來，在初期，時斷時續，始終無法成章完稿。主要是課務研究工作繁重，並擔任出版編務的工作，平日缺少完整的時間去整理和思攷，同時亦感個人的學識功力不足以擔此重任。加之生化進展迅速，欲求趕上時代，在國內搜集最新研究報告和素材，對揀選上在在都是困難。為此，在同一時期，基於同樣動機，籌劃編譯“生物化學論叢”和各類生物化學叢書、由於主題明顯、工作份量較輕、加上在校同仁和同學等的熱心合作，遂能將各書陸續問世。但是內心總希望能為國內學術界提出一本具水準的生物化學教材。近來講授「生物化學特論」課程，時時注意新書出版，以期搜集些資料介紹給同學們。較新出版者類如：

James M. Orten & Otto W. Neuhaus: BIOCHEMISTRY, Eighth Edion (1970)

R. W. McGilvery: BIOCHEMISTRY—a functional approach. (1970)

Nathan H. Sloane & J. Lyndal York: REVIEW OF BIOCHEMISTRY (1969)

Henry R. Mahler & Eugene H. Cordes BIOLOGICAL CHEMISTRY (1968)

諸書雖各具特長，但總覺得若採用為教材尚欠完善。去年年初好友饒連財博士自母校加州大學（柏克萊校區）致函推介一本最新出版 Albert L. Lehninger 所著之“生物化學”（1971 年增訂版）。以航郵寄至，展閱之下愛不釋手。關於 Dr. Lehninger 之論著（原載“SCIENTIFIC AMERICAN”）過去曾譯介數篇，分別刊於生化論叢各集中，多偏重於生化能量學方面，此次作者以其淵博的學識經驗和充沛的活力，致力於生化教學工作，完成此一傾全力著述之巨著，實為時下不可多得權威性教本。無論在章節、編排、圖解、說明和文筆上均獨具匠心。為此立意以最大決心將全書譯出，極感欣喜的是至友鄭天佑博士專攻生物物理，自耶魯大學畢業後，除在史丹福大學生化系擔任短期研究後，現正在原作者所執教的約翰·霍布金斯大學醫學院生化系任職，給予許多支持，對於此書中文譯述的出版助力非淺。由於原著篇幅浩繁是同時嘗試以新式的編排法，儘量符合原著優點，在編寫和製版上工作甚為艱巨。極可告慰的，全部工作，大家集體合作方式完成，在工作分配上係採取分工的辦法；擔任初譯是二位研究得力助手劉學綺女士和林彩蓮女士、協助譯述尚有陳莉莉女士、林明勇君和陳起君，校對工作包括宋臺生、梁文進、鍾耀雄、張之武、劉大貝、吳增仁、鄧逸芳、何嘉璐、洪錫欽諸君，此外最喫力的工作是圖版設計和稿式的編排，是由何子佳、丘育汕女士負責，另由王寶猜、陳莉莉、羅玉娜女士等協助。全稿由筆者再譯、校註和總集成並策劃等。一年多以來，大家雖然感到辛苦，但也深為所達成的收穫而感到無比的興奮。如今全書付印之時，謹識於此，以為人生旅程的一個里程和懷念，並對參與工作的全體寄與深切的祝福，盼望這些愛好生命科學的莘莘學子和從事科學研究的年青同工，大家並肩攜手為祖國科學奠基工作一齊努力。

最後在譯述上極感到困難是譯名的不統一，和新的科學術語無法找到適當的翻譯。教育部所頒佈的科學名詞彙編無法適應當前的需要，因此人名部分均直接寫下原文，術語、名詞儘量同時列出原文，化合物等名詞在第一次出現均寫出中英對照（若遇冷僻名詞曾多次附列原文，以便讀者參攷），並且為閱讀便利及敘述簡潔起見，在方程式或文句中亦常採用原文或中英併列方式以及使用縮寫字，此點原作者在本書附錄詳列生物化學常用符號與縮寫對照表，此外筆者復將索引詳加訂正，以為隨時翻閱之參攷。

付梓前夕，深深感謝大中國圖書公司薛瑜總經理的大力支持，方使此一巨著出版成為可能。在排版製版技術上，多蒙廣益印刷廠和興臺彩色印刷公司的合作協助，衷心感激。因為撰寫和編印時間仍覺緊迫，漏誤之處在所難免，尚希 先進學者多賜教益，亦盼讀者們時常連絡給予指正，以便再版時修訂參攷，是幸。

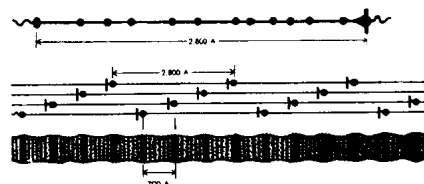
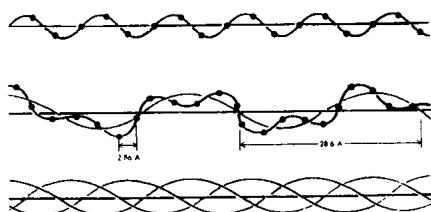
陳國成代序於臺中

國立中興大學化學系

中華民國六十一年八月

目 錄

— 上 冊 —



	頁數
前 言.....	V
譯者序.....	Viii
目 錄.....	X
緒 言：生物體之分子邏輯.....	1
(THE MOLECULAR LOGIC OF LIVING ORGANISMS)	

第一部 細胞之分子成分 13

(THE MOLECULAR COMPONENTS OF CELLS)

第 一 章 生物分子與細胞..... 15

(Biomolecules and Cells)

第 二 章 水..... 37

(Water)

[附錄一] 水..... 53

第 三 章 蛋白質及其生物功能：概說..... 63

(Proteins and Their Biological Functions: A Survey)

第 四 章 蛋白質：胺基酸建材..... 75

(Proteins: The Amino Acid Building Blocks)

第 五 章 蛋白質：共價主幹與胺基酸順序..... 97

(Proteins: Covalent Backbone and Amino Acid Sequence)

[附錄二] 蛋白質一級構造之決定..... 118

[附錄三] 胜肽固相合成法..... 124

第 六 章 蛋白質：構形..... 129

(Proteins: Conformation)

第七章	蛋白質：在溶液中的行為.....	149
	(Proteins: Behavior in Solution)	
第八章	酵素：動力學與抑制作用.....	169
	(Enzymes: Kinetics and Inhibition)	
第九章	酵素：機構、構造、與調節作用.....	191
	(Enzymes: Mechanism, Structure, and Regulation)	
	〔附錄四〕 酵素分類與命名.....	210
第十章	脂質、脂蛋白質、與膜類.....	219
	(Lipids, Lipoproteins, and Membranes)	
第十一章	糖類、貯藏之多醣類、與細胞壁.....	247
	(Sugars, Storage Polysaccharides, and Cell Walls)	
第十二章	核苷酸與多核苷酸.....	271
	(Nucleotides and Polynucleotides)	

第二部 分解代謝與磷酸鹽-鍵能之產生.....295

(CATABOLISM AND THE GENERATION
OF PHOSPHATE-BOND ENERGY)

第十三章	代謝與能量傳遞之行徑：概說.....	297
	(Metabolic and Energy-Transfer Pathways: A Survey)	
第十四章	生物能量之原則與腺嘌呤核苷三磷酸循環.....	319
	(Bioenergetic Principles and the ATP Cycle)	
第十五章	糖解作用.....	345
	(Glycolysis)	
第十六章	三羧酸循環與磷酸葡萄糖酸酯行徑.....	369
	(The Tricarboxylic Acid Cycle and the Phosphogluconate Pathway)	
第十七章	電子轉移與氧化磷酸酯化作用.....	399
	(Electron Transport and Oxidative Phosphorylation)	

大學生物化學

目錄

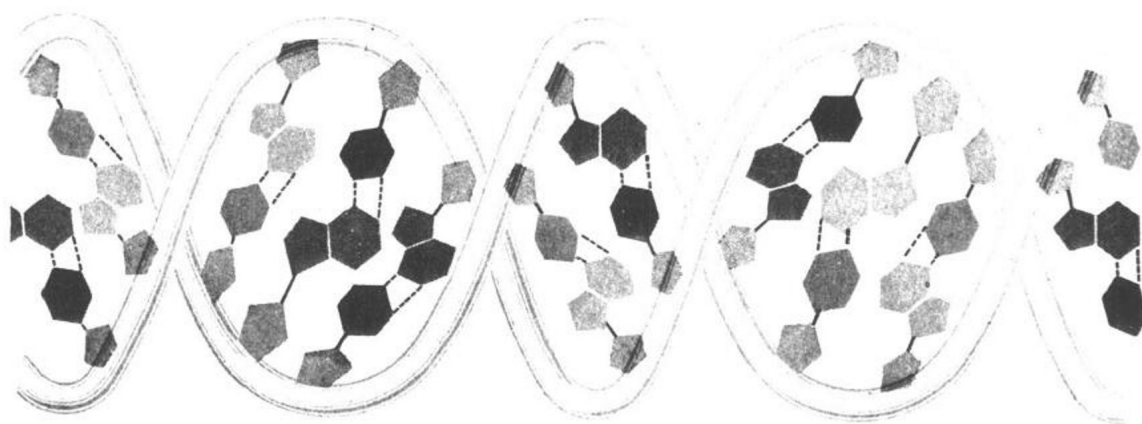
下冊

	頁數
第十八章 粒線體的隔室與產能反應之統合.....	429
(Mitochondrial Compartmentation and the Integration of Energy-Yielding Reactions)	
〔附錄五〕粒線體.....	451
第十九章 脂肪酸之氧化作用.....	461
(Oxidation of Fatty Acids)	
第二十章 胺基酸之氧化降解.....	479
(Oxidative Degradation of Amino Acids)	
第二十一章 光合性電子轉移與磷酸酯化作用.....	501
(Photosynthetic Electron Transport and Phosphorylation)	
〔附錄六〕光合作用之機構.....	527
第三部 生物合成及磷酸鍵能之利用.....	539
(BIOSYNTHESIS AND THE UTILIZATION OF PHOSPHATE-BOND ENERGY)	
第二十二章 碳水化合物之生物合成.....	543
(The Biosynthesis of Carbohydrates)	
第二十三章 脂質之生物合成.....	571
(The Biosynthesis of Lipids)	
第二十四章 胺基酸的生物合成；氮素固定作用.....	597
(The Biosynthesis of Amino Acids; Nitrogen Fixation)	
第二十五章 單核苷酸之生物合成.....	625
(The Biosynthesis of Mononucleotides)	
第二十六章 收縮及運動之系統.....	641
(Contractile and Motile Systems)	
第二十七章 通過膜之主動輸送.....	663
(Active Transport across Membranes)	
第四部 遺傳訊息之複製、轉錄及傳譯.....	687
(REPLICATION, TRANSCRIPTION, AND TRANS- LATION OF GENETIC INFORMATION)	

第二十八章	DNA 及染色體之構造.....	693
	(DNA and the Structure of Chromosomes)	
	〔附錄七〕蛋白質之構造：多肽鏈的兩種由氫鍵連接的螺旋形態.....	718
	〔附錄八〕多肽鏈形態之新的 x- 光資料.....	721
	〔附錄九〕核酸的分子構造.....	725
	〔附錄十〕去氧核糖核酸構造在遺傳上的涵義.....	732
第二十九章	DNA 之複製及轉錄.....	735
	(Replication and Transcription of DNA)	
	〔附錄十一〕震動分子生物學的一件新發現.....	765
第三十章	核糖體與蛋白質合成作用.....	767
	(Ribosomes and Protein Synthesis)	
第三十一章	遺傳密碼.....	789
	(The Genetic Code)	
第三十二章	蛋白質合成之調度：細胞分化.....	805
	(Regulation of Protein Synthesis: Cell Differentiation)	
第三十三章	形態發生之分子基礎.....	827
	(The Molecular Basis of Morphogenesis)	
第三十四章	生命之起源.....	845
	(The Origin of Life)	
	〔附錄〕.....	869
	附錄A、生物化學年表.....	871
	(A Chronology of Biochemistry)	
	〔轉載〕分子生物學之發展與動態.....	876
	〔轉載〕生物物理的發展和新動態.....	885
	附錄B、生物化學之研究文獻.....	891
	(The Research Literature of Biochemistry)	
	附錄C、生物化學研究文獻中常用縮寫字及常數表.....	893
	(Frequently Used Abbreviations in Biochemical Research Literature and Table of Constants)	
	附錄D、國際原子量表.....	895
	(International Atomic Weights)	
	附錄E、對數表 (Logarithms)	896
	附錄F、問題解答 (達三位有效數字)	898
	(Solutions to Problems)	
	〔致謝〕.....	902
	〔索引〕.....	904

緒言 生物體之分子邏輯

INTRODUCTION THE MOLECULAR LOGIC OF LIVING ORGANISMS





緒言 生物體之分子邏輯

INTRODUCTION THE MOLECULAR LOGIC OF LIVING ORGANISMS

生物是由無生命的分子所組成，這些分子於個別單離和檢視之下，乃與描述無生命物質之所有物理及化學法則均相一致。然而，生物體擁有超凡的屬性，是無生命物質之集合體所無法顯示的。假如對於此等特殊性質加以研討，則能對於生物化學所欲尋求解答之基本問題，有較佳的瞭解，以期達成研究生物化學之目的。

生物之鑑定特性

The Identifying Characteristics of Living Matter

或許生物體最顯明的屬性為其繁複的與高度的組織化。它們擁有錯綜的內部構造物，含有許多種複雜的分子。尤其在不同物種中發現有驚人的變化。相反地，無生命物質在其環境中，如土壤，水及岩石所代表者，通常是由簡單的化合物隨意混合而成，其構造之組織化亦較為單純。

其次，一個生物體之每一成分部份，均表現其特殊目的或功能。不僅在細胞內部構造物，(intracellular structures) 如細胞核及細胞膜如此；在細胞中的個別化合物，諸如脂質、蛋白質及核酸亦復如此。於生物體中，探究某一分子之功能為何，是頗為合理之事。然而，將此類問題詢之於無生命物質之集合體則屬離題而毫無意義。

再者，生物體有能力自其環境中抽取能量且將之轉換，以用來將簡單的原料建造並維持其自身的複雜構造物。同時也能執行別種有目的之工作，如運動之類的機械工作。無生命物質則無此種能力，來運用外界能量以維持其自身之結構組織。事實上，無生命物質當其吸收外界能量如熱或光之後，通常衰變(decays)成更不規則的狀態。

但是，生物體最超凡的屬性，乃是其正確地自身複製(self-replication)之能力，此種性質可認為是生活狀態之精華所在。無生命物質之集合體，吾人已熟悉其顯然缺少經由“一代”接“一代”地來繁殖與自身相同質量、形狀及內部構造之能力。

生物化學及生活狀態

Biochemistry and the Living State

如今要問：假若生物體是實質上由無生命之分子所組成，無生物也是由無生命之分子組成的，為何生物與無生物如此截然不同的不同？何以生物體表現出不僅是其無生命部份之總合物而已？中世紀的哲學家曾經回答，謂生物體乃天賦有