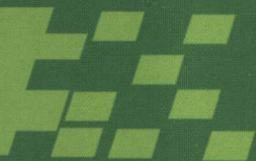




全国高等农林院校教材

龙良启 孙中武 宋慧 甘莉◎主编

生物化学



科学出版社
www.sciencep.com

全国高等农林院校教材

生 物 化 学

龙良启 孙中武 主编
宋 慧 甘 莉

科 学 出 版 社
北 京

内 容 简 介

本书为高等农林院校生物化学课程的教科书,以普通生物化学内容为主线,适度联系专业实际,注重基础知识,并引入了生物化学的新进展。内容包括生物分子的结构与功能,生物分子的代谢、代谢调控及其能量转换,生物信息传递表达及信号转导机理,生物化学与分子生物学主要技术等,共15章。

本书可供农林院校有关专业的师生及生物、医学等专业的师生阅读参考。

图书在版编目(CIP)数据

生物化学/龙良启等主编. —北京:科学出版社, 2005.9

(全国高等农林院校教材)

ISBN 7-03-015062-7

I. 生… II. 龙… 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 (2005) 第 029090 号

责任编辑:周 辉 甄文全 王日臣 沈晓晶/责任校对:钟 洋

责任印制:安春生/封面设计:耕者设计工作室

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

丽源印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2005年9月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2005年9月第一次印刷 印张:27

印数:1—3 000 字数:624 000

定价:35.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈新欣〉)

《生物化学》编写组

主 编 龙良启 孙中武 宋 慧 甘 莉

编写人员 (按姓氏笔画排名)

甘 莉	龙良启	孙中武	毕 冰
余 涛	宋 慧	张方东	杨玉焕
姜秀云	柴晓杰	崔喜艳	熊传喜

前 言

21 世纪自然科学酝酿着重大变革, 这种重大变革将始于生命科学, 因此, 21 世纪是生命科学的时代。生物化学是现代生物学的基础, 它研究的是生物体化学组成和生命现象本质, 它与许多学科尤其是现代分子生物学交叉渗透, 成为生命科学发展的支柱。农林科学是生命科学的主要方面, 因此, 坚实的生物化学基础已成为农业和林业等多种学科发展的共同需要。生物化学是高等农林院校多种专业的重要专业基础课程。

本书根据教育部“全国高等农林院校生物学系列课程改革”课题的精神, 为适应高等农林教育改革的需要, 由华中农业大学、东北林业大学和吉林农业大学的身处教学一线的教师协作编写。为了适应各相关专业教学需要, 编写过程中, 以普通生物化学内容为主线, 适度联系专业实际; 突出了糖、脂、蛋白质、核酸等生物分子的基础知识; 增加光合作用内容, 完善了生物化学自身体系; 将维生素和代谢调控内容划入有关章节; 在注重基础知识的同时, 注意引入近年来生物化学的新进展, 特别是有关分子生物学的新的基本知识及主要研究技术。为了方便学生学习, 本书由甘莉教授制作了相应课件光盘。

本书编写得到了科学出版社和华中农业大学教务处的帮助, 同时也得到了华中农业大学、东北林业大学、吉林农业大学各级领导的关怀和支持。特别要感谢华中农业大学教务处徐跃进、冯永平、吕守华和李合生教授的大力支持, 感谢杨在清教授在百忙之中对本书进行了审阅, 科学出版社李锋编审等对本书出版付出了艰辛的劳动。本书编写中还参考并采用了所列参考书目的部分内容, 在此一并致谢。

本书编写过程中, 虽然在主观上注意基本概念、基本理论与基本技能的表述, 密切联系实际, 尽力反映本学科进展。但是, 由于生物化学发展很快, 内容繁多, 而且新技术和新方法不断涌现, 书中不妥和错误之处在所难免。竭诚希望广大教师和同学们提出宝贵意见, 不吝赐教。

编写组

2005.1

目 录

前言

1 生物化学导论	1
1.1 生物化学是生命的化学.....	1
1.2 生命的基本化学特征.....	2
1.3 生命化学的逻辑.....	3
1.4 生物分子的特征.....	5
1.5 水——生命的溶剂.....	7
2 蛋白质	11
2.1 蛋白质分子的组成.....	11
2.2 蛋白质的分子结构.....	18
2.3 蛋白质分子结构与功能的关系.....	28
2.4 蛋白质的重要性质.....	32
2.5 蛋白质的分离纯化和测定.....	35
3 酶	40
3.1 酶是催化剂.....	40
3.2 酶的特异性.....	42
3.3 酶的高效性.....	46
3.4 酶活性调节——酶促反应动力学.....	52
3.5 酶活性调节——酶的类型.....	65
4 糖	72
4.1 单糖.....	72
4.2 寡糖.....	79
4.3 多糖.....	80
5 脂类与生物膜	88
5.1 脂类.....	88
5.2 生物膜.....	102
6 核酸	114
6.1 结构成分.....	114
6.2 核酸的一级结构与序列分析.....	121
6.3 DNA的高级结构.....	125
6.4 DNA——遗传物质.....	135
6.5 DNA的性质.....	138
7 糖代谢	145
7.1 代谢概论与糖代谢概况.....	145

7.2	糖的转运和储存	147
7.3	葡萄糖的分解代谢	148
7.4	糖原的分解和合成	166
7.5	糖异生作用	173
7.6	其他糖类的合成	177
7.7	三羧酸循环	178
8	生物能学与生物氧化	196
8.1	生物能学原理	196
8.2	电子转递	202
8.3	氧化磷酸化	212
9	脂类代谢	219
9.1	脂肪的分解代谢	219
9.2	脂肪的生物合成	230
9.3	类脂的代谢	239
10	氨基酸与核苷酸代谢	249
10.1	氨基酸的分解代谢	249
10.2	氨基酸的生物合成	261
10.3	核苷酸代谢	283
11	光合作用	303
11.1	光合作用	304
11.2	光和能量	306
11.3	光合作用机制	308
11.4	光反应	312
11.5	暗反应	319
11.6	光呼吸作用	324
11.7	C ₄ 循环	325
12	分子生物学简介	329
12.1	基本概念	330
12.2	RNA 的结构和功能	332
12.3	遗传密码	338
12.4	小结	346
13	复制——DNA 的生物合成	348
13.1	DNA 的半保留复制	348
13.2	DNA 聚合酶	350
13.3	复制系统的特征	354
13.4	DNA 复制的机制	355
13.5	DNA 结构的完整性	363
13.6	特殊复制机制	375

14 转录——RNA 的生物合成	376
14.1 转录的起始.....	376
14.2 RNA 合成的延伸与终止	379
14.3 转录后的加工成熟.....	381
14.4 反转录.....	385
14.5 原核基因表达调节.....	390
14.6 真核基因表达的调节.....	393
15 翻译——蛋白质的生物合成	402
15.1 蛋白质合成的原理.....	402
15.2 蛋白质合成的过程.....	404
15.3 蛋白质合成中的能量与调控.....	413
15.4 翻译后的加工修饰.....	416
参考文献	421

1

生物化学导论

本章提要 生物化学是生命的化学。生物是一个高度复杂和组织化的分子系统。这个分子系统主要是由生物大分子组成的。生物的多样性是生物体中生物分子多样性及其结构复杂性决定的。但生物体内生物分子及其化学变化不是无序的。生命的化学有着自己的规律。

生命最突出的属性是自我复制和新陈代谢。自我复制依赖的遗传信息都存在于由核酸序列组成的基因中。代谢包含生物体内发生的所有化学反应，酶是反应的催化剂，物质的化学变化伴随着能量的生成和利用。生物化学的基本内容包括生物分子的化学、代谢和分子遗传。

1.1 生物化学是生命的化学

生物化学——生命的化学，是在分子水平上研究生命的化学本质及生命活动过程化学变化规律的科学。

生物化学源远流长。现代生物化学起始于 18 世纪初，20 世纪初成为一门独立的学科。现代生物化学的形成是人们对生命认识的一次飞跃。很长一段时期内人们曾经认为生命有机体不同于非生命体系，生命有一种特殊的“生活力”，即“生机论”（Vitalism）。1777 年 Antoine-Laurent de Lavoisier 进行的有关呼吸和燃烧的实验首先对“生机论”提出了挑战。实验证明呼吸和燃烧这两个过程都是将有机物质氧化分解为二氧化碳和水，虽然呼吸比燃烧过程慢，但本质上没有区别。半个世纪后，1828 年 Friedrich Wöhler 在实验室里成功地将无机化合物合成了尿素，1896 年 Eduard Budhner 发现酵母的无细胞抽提液能进行发酵，1926 年 J. B. Summer 从刀豆中提取、纯化了脲酶并确定了酶的作用机制，这一系列研究使人们彻底摒弃了“生机论”。

现代生物化学谱系中有两个体系，一个体系来自医学和生理学，一个体系来自有机化学。生物化学的发展可分为静态生物化学、动态生物化学与机能生物化学等阶段。生物化学的发展中的两个重大发现使生物化学成为一门成熟的、具有预见力的、充满活力的学科，一个是代谢途径的多酶系统与能量转移的统一假说，另一个是遗传的分子基础。

1953 年 James Watson 和 Francis Crick 提出了 DNA 双螺旋结构模型。DNA 双螺旋结构的提出，阐明了遗传的分子基础，DNA 双螺旋的概念更加密切了生物化学、细胞生物学和遗传学的关系，引发了生物化学与生物学一场革命性的变化，推动了一门新的独立学科——分子生物学的形成和发展。

自 20 世纪 50 年代以来,生物化学的发展与时俱进。随着 20 世纪 70 年代分子生物学逐步形成,生物化学与分子生物学的相互渗透,生命科学各个领域发生了根本变化,面目一新。生物化学发展到今天,已经建立了一套完整的理论、技术与应用体系。生命科学成为了自然科学的带头学科,生物化学与分子生物学成为了生命科学的核心。生物化学不仅是阐明生命核心过程的基础学科,例如基因到蛋白质的信息流、蛋白质分子三维结构与功能、代谢与能量转换机制、DNA 重组、基因组与功能基因组、蛋白质组等研究在生命起源、细胞分化等生命科学领域的突破性的作用,而且在疾病诊断与治疗、农业的品种与品质的改良以及轻工、食品加工等研究中得到了广泛应用,还将发挥着越来越重要的作用。

1.2 生命的基本化学特征

1.2.1 所有生物都含有多种不同种类的生物分子

生物的多样性是由生物体中生物分子的多样性及其结构的复杂性决定的。例如大肠杆菌含有约 5000 种不同分子,其中蛋白质约 3000 种,核酸 1000 种。生物分子有小有大,有简单有复杂,它们或以简单形式存在,或形成不同聚合物。无论怎样,各种形式的生物分子都具有自己独特的、专一的功能。尽管生物分子存在许许多多类型,但生命体系还是遵循一种基本的分子经济学原则,即各种类型生物的生物分子出现的复杂性不会超出其生物功能的需要,各种类型生物的生物分子的数量一般情况下也不会超过赋予细胞生命属性和一定条件下物种的特征所需要的数量。

1.2.2 所有生物都是一个复杂和高度组织化的分子系统

生物是由生物分子组成的,生物体含有多种生物分子,但生物体内生物分子不是无序的,即便是最简单的单细胞生物也含有多种不同生物分子的组织化结构。不仅如此,生物分子的组织化还包括生物分子的化学变化的组织化。在任何一个单细胞内,生物分子都有几百个不同化学反应同时组合在一起,并能对多种代谢途径进行精确调控。多细胞生物则具有一个更加复杂的组织化结构与控制系统。

1.2.3 所有生物要求酶作为代谢反应催化剂

酶是催化剂,是催化大多数细胞内代谢反应的蛋白质。它是进化中为催化功能而特别建造的一类生物分子。酶作为生物催化剂,无论是催化的专一性,还是催化效率,都大大超过无机催化剂。酶的专一性决定细胞内分子相互作用的专一性,分子相互作用的专一性来自分子间的结构互补。酶催化的反应类型包含有生物分子的化学变化和伴随的能量转移。一个细胞内有数百种不同的酶促反应,通常它们以 2~20 个反应步骤连接成专一的反应序列,称之为代谢途径(metabolic pathway)。代谢途径交织成网,能精确地自我调节,复杂的调控系统也在协调代谢途径时构成独特的网络。酶促反应是生物体

进行生物分子的大量代谢过程和形成生理特征的基础，如视觉、生长、繁殖、神经冲动传导、肌肉收缩和受精等都包含有大量的酶促反应过程。

1.2.4 所有生物都需要能量供应

生物活动需要能量，能量转换遵循热力学定律。太阳是地球上所有生物能量的最终来源。植物通过光合作用利用太阳能合成糖类，动物则通过饲料不断获得营养物质和能量。生物从营养物中获得的能量是以自由能的形式存在的能量，并利用这些化学能驱动生命过程。生物体体内未利用的能量则以热能或其他形式散发，返回到环境中，从而增加环境的无序和熵。生物细胞如同恒温的化学引擎，以消耗无序的能量来维持它们的机体活动，并使环境更加无序和混乱。自然界通过生物的活动构成物质与能量的循环，一般来说，生物与环境能和谐共处。

1.2.5 所有生物的遗传信息都编码在基因中

生命的世代交替是生命的自我复制，自我复制是生命最突出、最特别的属性。自我复制过程所依赖的遗传信息都存在于由核酸序列组成的基因中。DNA 是大部分生物的遗传物质，DNA 中的遗传信息是由其碱基序列编码的。由于核酸特有的自我复制性质，生物体可以复制自己，将其遗传信息传给下一代，并产生在性状和内部结构上与亲代一致的生物体。遗传信息的传递和表达将二维线性的 DNA 与机体三维空间属性联系起来，遗传信息传递和表达的精确调控使生物体适应无序的环境。

根据生命的上述化学特点，生物化学可以分成 3 个主要的基础领域：生物分子的化学、代谢（物质与能量）和分子遗传。

1.3 生命化学的逻辑

生物化学的迅速发展和生物化学技术的进步表明生命的化学有着自己的规律，我们称之为生命化学的逻辑。

1.3.1 生物体内的化学反应遵循普通物理化学规律

在生物体内，生物分子的物理化学性质、化学反应机理、产物和反应物的能量关系等所有这些体内的生物化学反应过程就像在体外和实验室中所进行的反应一样，并遵循同样的普通的物理、化学规律。

1.3.2 结构与功能的高度统一

每一种生物各有一套特定的分子，因而保存自己显著的特征。也就是说，为了执行生物体某种专一功能，其分子一定拥有一种专一的结构形式。这种结构与功能相互依存与

高度统一的关系存在于各种层次的生物分子中，如氨基酸与脂肪酸等小分子、蛋白质与核酸等大分子以及超分子装配物生物膜和亚细胞的细胞器等。

1.3.3 细胞是生命的基本单位

细胞是生物生命的结构与功能单位。活细胞是由无生命的分子组成的，这些分子经过装配、组织化、分子间相互作用而赋予细胞以活的生命形式。生物细胞按其结构的差异分为原核 (prokaryote) 和真核 (eukaryote) 两种类型。原核细胞结构相对比较简单，主要有质膜 (plasma membrane)、细胞壁 (cell wall)、微绒毛 (pili)、纤毛 (cilia)、核糖体 (ribosome)、拟核 (nucleoid)、原生质 (protoplasm) 等成分，细菌还含有质粒 (plasmid)。真核细胞有质膜、细胞器 (organelle)、细胞骨架 (cytoskeleton)、原生质等成分。细胞器主要指内质网 (endoplasmic reticulum)、高尔基体 (Golgi apparatus)、溶酶体 (lysosome)、过氧化物体 (peroxisome)、线粒体 (mitochondria)、细胞核 (nucleus) 等。植物细胞还有细胞壁、叶绿体 (chloroplast)、液泡 (vacuole)、乙醛酸循环体 (glyoxysome)。细胞骨架包括微管 (microtubule)、微蛋白丝 (microfilament)、中间纤维 (intermediate filament)。细胞的组织层次可用图 1-1 表示。

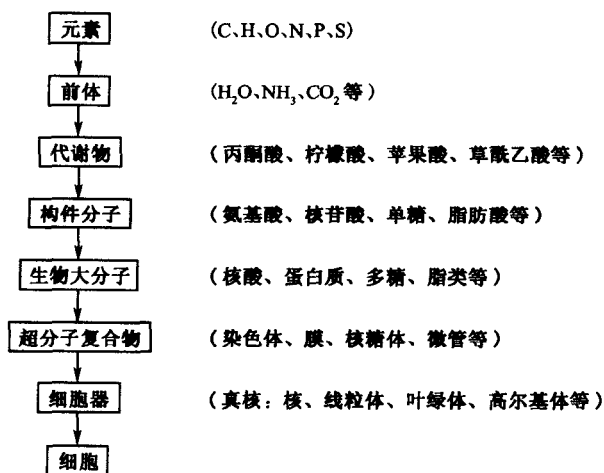


图 1-1 细胞分子组织层次

1.3.4 生命多样性和生物化学类似性的统一

生命在形态上虽然有明显不同，生物分子也多种多样，但很突出的一点是不同的细胞、不同的生物机体之间普遍存在着生物化学类似性。也就是生命在整体水平上存在着极大差异，而在分子水平上又存在着令人惊异的类似性。这种差异和分子水平上类似性的辩证统一是生物的特征。

生物化学类似性首先表现在生物体各种不同类型细胞中含有相同种类重要的生物分

子，它们在功能上是一致的。如核酸是存储遗传信息的物质；酶是代谢反应的催化剂；蛋白质作为结构成分和功能大分子；脂类可作为储存能量和组成细胞膜的成分；糖类是储存能量的物质和参与分子识别。

生物化学的类似性还远远不止生物分子种类间的一般类似性，生物化学类似性还表现在相同功能生物分子精细结构的类似性，如不同的生物体中具有相同功能的一些蛋白质有着类似的氨基酸序列；亲缘关系相近的生物有着相似的 DNA 核苷酸序列。生物化学类似性还表现在细胞内的一些基本代谢过程有许多相同的代谢反应和代谢途径，营养物中的能量利用、蛋白质合成、呼吸、膜的物质转运、遗传物质的复制等过程在不同生物体也都基本相同。生物化学类似性还表现在不同个体和不同生物体编码基因的遗传密码也基本上是通用的。

生物化学的类似性使得人们有足够的理由认为所有的生命形式都起源于一个共同的祖先，也使得人们能从一种生物获得的信息与成果应用于另一种生物的研究。如目前大量来自于对原核生物研究获得的知识已直接地或做某些修改后应用于真核生物。

1.3.5 蛋白质与核酸在生命系统中的中心地位

生命的最基本特征是能进行新陈代谢与自我复制。就遗传这一生命过程来说，在糖、脂、蛋白质、核酸、维生素、水、无机盐等生命物质中，核酸是第一位的。但是，如果没有蛋白质的作用，遗传信息的传递和表达也无从谈起，新陈代谢也无法进行。蛋白质种类繁多、分布广泛，因而有足够的 ability 担负多种多样任务。因此，蛋白质是“功能大分子”，核酸为“遗传大分子”，它们是与生命直接相关的最重要分子。分子生物学是以蛋白质和核酸的结构与功能及其相互关系为中心，在分子水平研究生命过程本质的一门科学。

1.4 生物分子的特征

1.4.1 主要的生物分子由轻元素组成

自然界中存在 90 多种化学元素，其中约 30 种是生物必需的。这些元素原子质量相对较轻，属轻元素。按原子总数的百分比计算，生物体含量最多是碳、氢、氧、氮 4 种元素，占细胞总物质的 99% 以上。生命分子之所以在化学进化过程中选择了这些元素，一方面是因为它们本身的结构具有分子的适宜性，可以借助共用电子对形成共价键，而且是最强的共价键；另一方面生命分子选择这些元素是因为它们在自然界中广泛存在，具有可获得性。适宜性与可获得性的统一是化学进化过程的选择性基础。

最初的生命来自海洋，海水中含量最多的 9 种元素中有 6 种是生物含量最丰富的元素。原始的海水成分非常类似第一次出现的生命的液体介质。生命分子中有些元素也是大气的组成成分，这些元素在生命出现之前可能就存于大气之中。原始的大气可能就是甲烷、氨、水、氢等，这些物质也是生命起源的材料。

生命体内还存在多种微量元素，虽然在生命体内所占比例很小，但对生命来说是绝

对必需的，特别在某些酶催化反应中发挥重要的作用。

1.4.2 生物大分子是含碳的化合物

生物体含量最多是碳、氢、氧、氮 4 种元素，生物体细胞干重约一半是碳元素，碳元素是组成生命分子基本结构的化学元素。在生物学中最有意义的是碳原子通过共用电子对形成非常稳定的碳—碳键，每个碳原子可与 1 个、2 个或 3 个碳原子形成单键，2 个碳原子还可以共用 2 个或 3 个电子对形成共价双键或三键，使分子形成线形、支链或环状等结构。大多数生物分子具有碳—碳共价连接的碳骨架，并和氢原子结合形成碳氢化合物。碳氢化合物的碳骨架非常稳定，氢原子可以被多种功能基替换，产生不同的衍生物。一个分子的碳骨架加上功能基的其他原子或基团将赋予分子特殊的化学性质。含有共价键的碳骨架分子称为有机化合物，生物大分子大部分是有机化合物。由于碳原子可形成 4 个共价单键，排列呈四面体，单键可以自由旋转，所以，生物分子可能具有多种多样的构象，但在特定的生理条件下只具有特定的构象。许多生物分子含有不同类型的功能基，每种功能基都有自己的物理特性和化学反应性。如氨基酸含有至少两种不同类型的功能基，即氨基和羧基。依靠氨基酸的两个功能基的化学性质可以和其他氨基酸缩合成肽或蛋白质。

1.4.3 生物大分子由单体组成

细胞内分子中最突出的特点是具有多种多样的生物大分子。生物大分子是由相对简单的单体（构件分子）通过聚合形成的高分子量的多聚物。单体是一种结构简单的成分，如蛋白质的单体是多种氨基酸，RNA 的单体是 4 种核苷酸，DNA 由另外 4 种核苷酸单体组成，而每种核苷酸则由 3 种更简单的成分组成，即含氮的有机碱、五碳糖和磷酸。主要的生物大分子由大约 30 种单体组成，这是一种分子组成的内在单纯性。由这种单纯性可以推知生物来自共同祖先，因此，这 30 种单体被视为原始的生物分子。大分子的合成是细胞主要的耗能活动，大分子可以进一步装配成超分子复合物。超分子体系和细胞器是细胞的功能单位，如核糖体、膜、核和其他细胞器。

1.4.4 非共价键在生物分子结构中的重要性

生物分子中除了连接原子的共价键外，非共价键对其结构与功能产生很大的影响。非共价键指氢键、静电作用、范德华力、疏水相互作用等。

1.4.4.1 氢键

氢键（hydrogen bond）是一个电负性原子与另一个电负性原子上共价结合的氢原子间的静电吸引所形成的键。电负性原子多为氧原子和氮原子。氢键虽然比离子键等共价键弱，但比其他非共价键强。

1.4.4.2 静电作用

静电作用 (electrostatic interaction) 是在两个相反的电荷原子或基团之间的作用力。静电作用产生的键为离子键 (ionic bond)。像其他非共价键一样, 它们在决定生物分子形状和功能中起着非常重要的作用, 例如, 氨基 ($-\text{NH}_2$) 和羧基 ($-\text{COO}^-$) 之间的相互作用是决定蛋白质三维结构的一种重要因素。

1.4.4.3 范德华力

范德华力 (Van der Waal's force) 是一类原子或基团之间的相对较弱的瞬时静电作用, 它出现在永久或诱导的偶极之间。分子间距离处于范德华半径时吸引力最大, 如果分子进一步靠近就会产生排斥力。范德华力大小决定于原子是否易于极化, 带有未共享电子对的电负性原子是否容易极化。范德华力有 3 种形式: 偶极与偶极的相互作用, 它是一种定向效应, 是一种电负性原子之间的作用力, 使分子自身定向排列, 即一个分子的正极端朝向另一分子的负极端, 氢键实际也是一种特别的偶极与偶极作用的非共价键; 永久偶极与诱导偶极的作用, 它是一种诱导效应, 永久偶极通过破坏其电子分布, 诱导邻近分子产生瞬时极性, 这种作用比偶极与偶极的作用力弱; 诱导偶极与诱导偶极的作用是一种随机扩散力, 非极性分子的电子运动会引起邻近的分子的瞬时电荷的不平衡, 一个分子的瞬时偶极会使邻近分子电子极化, 诱导偶极与诱导偶极的作用是一种特别弱的作用力。

1.4.4.4 疏水相互作用

疏水相互作用 (hydrophobic interaction) 也是一种分子间的作用。非极性物质与水混合时, 非极性物质由于疏水作用就会被包裹成一小滴, 它们缔合成一小滴并非是缔合的非极性分子间的弱吸力, 而是由水的溶剂性质所决定的。分子形成小滴是能量上一种最有利的构象。疏水相互作用对活细胞有特殊效应, 如生物膜含有的固醇类、磷脂与蛋白质, 疏水相互作用是生物膜结构的最重要的基础, 蛋白质稳定与折叠中疏水相互作用也起着重要作用。

1.5 水——生命的溶剂

生命的出现与水的关系并非偶然, 没有水就没有生命。地球表面 $2/3$ 为海洋。地球上最初的生命就是出现在远古的海洋中。从地球出现生命的第一天起, 水在生物体的生长和繁衍中就一直起着重要的作用。

水是生物体中含量最丰富的物质, 水占生命有机体重量的 70% 以上。水存在于细胞的各个部分, 它是生物体内的代谢反应、化学能的传递、体内运输的介质。在许多的代谢反应中, 水既是参与反应的反应物, 又是产物。细胞的各种结构与功能也与水的存在密切相关。也就是说, 水具有的某些独特性质使它特别适合作为活细胞内外环境的一种主要成分。水最重要的性质是它的极性和内聚性。

1.5.1 水的分子结构

水的性质源于水的分子结构。水中每个氢原子与氧原子以单一共价键相连。两个氢原子与氧原子不是共线性结合，而是以 104.5° 的夹角伸出，因而水分子的电荷分布具有不对称性，即氢与氧的电负性明显不同。电负性是指构成的化学键中一个原子将电子吸向自身方向的趋势。由于电负性不同，氧原子周围的电子密度降低。水分子中氧趋于带负电 (δ^-)，两个氢原子趋于带正电 (δ^+)。沿着 O—H 轴的电荷部分被分离为一端是正，另一端是负，从而构成偶极（见图 1-2）。因为水分子是弯曲成三角形结构，水分子的两个偶极不会相互抵消，所以整个水分子仍呈偶极状态。由于水分子始终保持着偶极性，水就成为一种永久偶极分子 (dipole)。

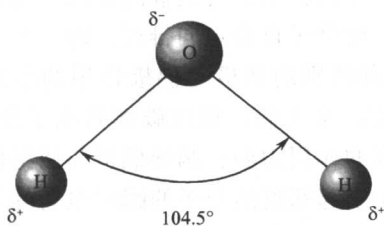


图 1-2 水分子的结构

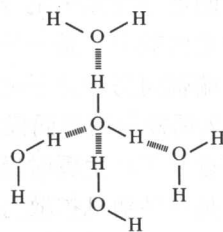


图 1-3 水分子之间的氢键

1.5.2 水分子的相互作用

水是偶极分子，分子与分子之间可以非共价键相互作用，非共价键相互作用包括氢键、静电作用、范德华力和疏水相互作用。水的氢键是氢原子与氧原子之间的、具有一定极性的价键（如图 1-3）。氢原子核对邻近分子的氧原子的孤电子对产生弱的吸力，而构成水分子之间的桥。水的分子结构使其具有形成大量氢键的能力。

1.5.3 水有独特的物理性质

水有液态、固态、气态三种状态。与质量相近的氢化物和大部分普通液体比较，水的熔点、沸点、蒸发热和表面张力较高。这是因为氢键赋予水的特有性质。每个水分子可与另外 4 个水分子形成氢键，这 4 个水分子又可与其他水分子形成氢键。具有强的氢键结合的液态水是流动的，这是因为液态水分子排列是短距离的，且氢键可发生高速形成与断裂。冰态水和液态水有微小的差别，冰融化时氢键部分被破坏，温度升高，增加氢键的断裂，水分子蒸发加速。达到沸点时，水分子彼此游离而汽化。液态水的高蒸发热、高介电常数表明 100°C 时水分子间仍有强的氢键。

蒸发热 (heat of vaporization) 是在 1 个大气压 ($1 \text{ 个大气压} = 1.01325 \times 10^5 \text{ Pa}$) 条件下蒸发 1mol 液体所需的能量。比热容是指 1g 物质升高 1°C 所需的能量。水的蒸发热和比热容大，所以水是温度的有效调节剂。水可吸收和储存太阳的热能，并慢慢释放，

调节气温。水在生物体内的热量调节中也起着重要作用，生物体高含水量与水的高比热容相结合，有利于维持生物体温恒定，水的高蒸发热可使生物体蒸发水分散失多余热量以维持体温。

1.5.4 水的溶媒性质

水是生物体内最好的溶剂。水的偶极结构和能形成氢键，使水能溶解许多能电离的极性物质。如 NaCl 是通过离子作用结合在一起的。由于水吸引 Na^+ 、 Cl^- ，使 NaCl 解离并溶于水。带有解离基团的有机分子和带有极性功能基的许多中性有机分子也能溶于水，主要是它们能和水形成氢键，如水和醛、酮的羰基以及乙醇的羟基之间形成氢键。水的介电常数很高（介电常数是衡量降低离子间引力的常数），能溶解多种极性物质，所以称水为万能溶剂。

非极性物质不溶于水是因为它们缺乏极性功能基，这一性质明显地影响它们在水中的溶解性。如脂肪酸盐是两性分子，它们含有离子化的羧基和非极性的烃链。脂肪酸盐在水中会形成一种微团（micell）的结构（图 1-4）。微团中极性部分称头部，和外周的水分子接触，非极性部分叫尾部。许多生物分子是两性分子，如蛋白质、色素、某些维生素，两性分子在水中自动重排的趋势在生物体内普遍存在。

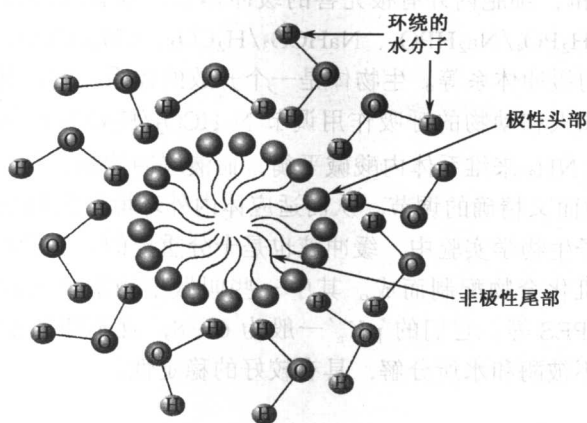


图 1-4 微团结构示意图

溶液中的离子的水合作用主要是静电作用。由于水是极性分子，被吸向带电荷离子。水分子环绕聚集在正离子和负离子周围构成一层外壳，称为溶剂化球（solvation sphere）。由于离子被水合，离子之间吸力降低，带电离子溶于水中。可溶性蛋白质能与水形成水合膜，使之具有胶体性质。

1.5.5 水的电离与缓冲溶液

1.5.5.1 水的电离

水是难电离的物质，但水分子能有限地解离成 H^+ 和 OH^- 。 H^+ 实际并不存在于水