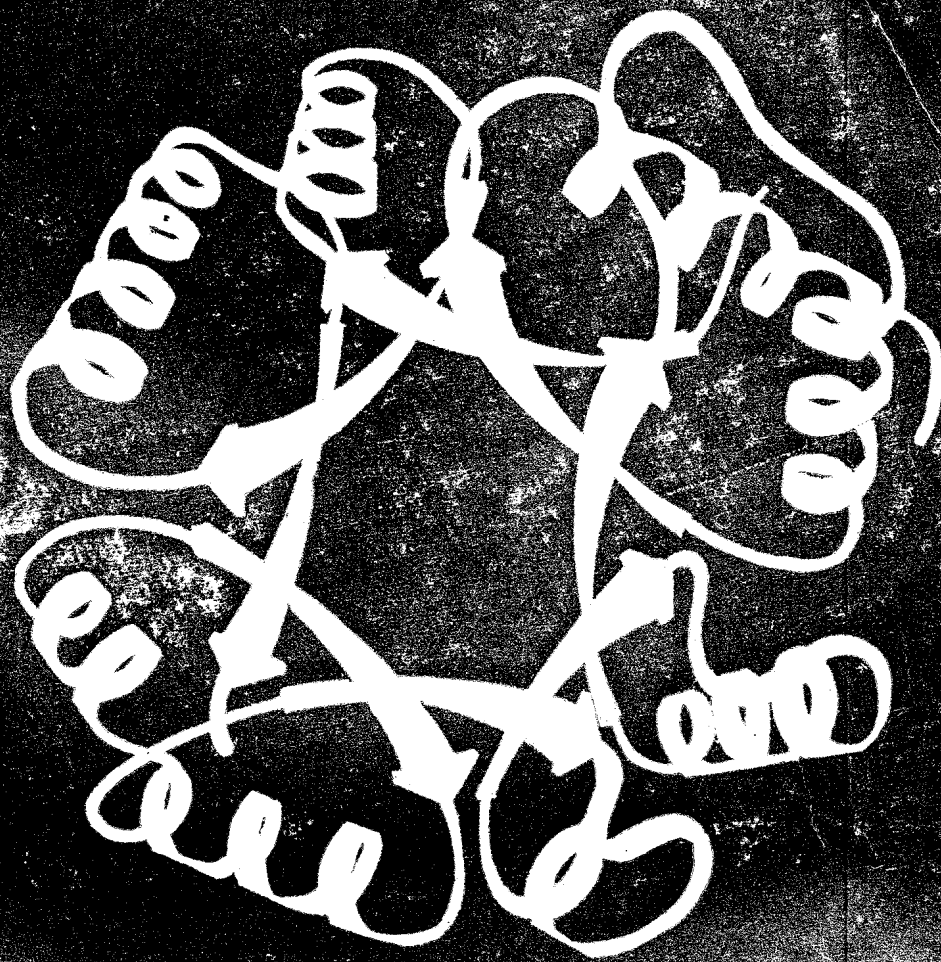


生物化学

(上册) · [美] 杰弗里 · 佐贝 主编



复旦大学出版社

内 容 提 要

本书由26位有学术专长及致力教学工作的学者合作编写。全书分5篇共32章。中译本上册共3篇。第一篇蛋白质结构和功能,分6章介绍蛋白质概论、分析技术、结构解剖学、酶的催化作用、辅酶的结构和功能。第二篇糖代谢和化学能的生成,分6章介绍生物化学中的热力学、无氧条件和有氧条件下ATP的生成、光合作用、糖的结构和生成。第三篇脂质和生物膜,分5章介绍脂肪酸、三酰基甘油、甘油酯、鞘脂、前列腺素、甾类化合物和脂蛋白的代谢,还有生物膜的结构、装配和传递。全书突出基本概念,并反映生化各领域的新进展新问题。在结构安排上充分考虑到各层次学习生物化学的需要,参考前言中的说明可适应于生物学科不同专业,不同程度的大学生、研究生按不同要求进行学习。本书有望成为适应当前生物化学教学的重要参考书。

Biochemistry

Geoffrey Zubay

Addison-Wesley Publishing Company

1984, Reprinted with Corrections

生 物 化 学

上 册

〔美〕杰弗里·佐 贝 主编

曹凯鸣 李玉民 顾其敏 译

朱 俭 冷 麟

复旦大学出版社出版

(上海国权路 579 号)

新华书店上海发行所发行 复旦大学印刷厂印刷

开本 787×1092 1/16 印张 36 插页 0 字数 892,000

1989年5月第1版 1989年5月第1次印刷

印数 1—5,000

ISBN7-309-00093-5/Q·03

定价: 7.05 元

译者的话

随着现代生物化学和分子生物学的飞速发展,生物化学学科涉及的范围愈来愈广,新的资料以庞大的数量快速积累,由此,生物化学教材始终处于不断更新之中。相比之下,国内现有的生物化学教材在内容上显得有些陈旧,远远不能反映当前学科发展的水平。因此,选择介绍使读者既能掌握基本知识,又能了解生物化学各有关领域的新进展新问题的教材也是势在必行,迫在眉睫。

Geoffrey Zubay 主编的《生物化学》一书主要是由美国各大学或研究部门的 26 位专家、学者协作编写的。他们各人除了从事于生物化学中某一专门领域的科学研究外还执教于各大学。因此,这本书的阐述明了,易于阅读,内容广泛,及时反映了八十年代初国际上生物化学研究达到的水平。通过选用不同的章节,使此书可以适用于生物学科不同专业,不同程度的大学生及研究生的学习需要。作者们在本书总的编排上打破了以往一般作者所遵循的先静态生化、后动态生化的模式,而是采取了动静结合,突出结构与功能的统一,随时以新的材料充实基础知识的做法。最后,他们把一些当今人们普遍感兴趣、研究得十分活跃的课题列为第五篇作了专门介绍,而这一部分又可作为前面有关章节内容的扩充和深化。本书自 1983 年在美国出版以来,各大学纷纷以它作为大学生物化学专业及生物学有关专业的大学生和研究生教学用书,反映很好。

鉴于本书篇幅比较大,翻译后拟分上下两册出版,其中,上册包括第一、二和三篇,共 17 章,下册包括第四和五篇,共 15 章。下列同志参加了本书的翻译工作:曹凯鸣(前言、第 4、5、6、18、20、21、24、25 和 26 章),李玉民(第 1、2 和 3 章),顾其敏副教授(第 7、11、和 12 章),朱俭(第 8、9 和 10 章),冷麟(第 13、14、15、16 和 17 章),唐树萱(第 19、22 和 23 章),李碧羽(第 27、28 和 29 章),赵甘泉副编审(第 30、31 和 32 章)。孙崇荣副教授校译了上册(其中第 17 章由刘文龙副教授校),蔡武城副教授校译了下册。此外,因为与本书配套的《生物化学解题指导》一书同时译出另行出版,所以删译了每章后附的习题,以免重复。

这部教科书内容多,涉及面广,限于译校者的专业水平和外文水平,译文中错误和不足在所难免,欢迎广大读者不吝指正。

译校者于复旦大学

一九八七年七月

前言

编写这本生物化学教科书的目的是打算出一部完全具有权威性并反映最新成就的书，而书的形式又能适合于不同类型学生的需要。我想在前言中说明一下本书是怎么写的，并对使用本书的各种方法加以解释。

对生物化学教科书的作者来说，面临着这一学科所特有的两个问题：生物化学所涉及的面极广；新的资料涌现极快。因此，无论是谁，不管他多么有才能或者多么努力，都不可能有效地独立完成写一本令人满意的生物化学教科书这个任务。因此，必须通过某种途径，把在不同领域工作的许多生物化学家的专长汇集在一起。这本教科书就是 26 位学者通力合作的结晶。鉴于他们在这个学科领域的学识，并且又致力于教学工作，所以被邀请参加本书的编写。我们通过几种办法使写作日臻完善。每个作者在动手写作之前都收到一份关于本书总体结构的详细说明。在写作过程中，我和各个作者之间不断地通信联系，并让生物化学各方面的专家和教师对本书的各篇各章节做了多次审阅。作者们本身一直是一个极其和谐的集体，他们从全书总体考虑，认真对待批评性意见并不断进行修改，甚至在有些地方作出让步。

本书分成 5 篇，共 32 章。第一篇主要内容是蛋白质的结构与功能，辅酶也包括在内。第二篇首先叙述生物化学上有用能的产生，同时还选择介绍糖和碳水化合物在结构和代谢方面的内容。第三篇介绍脂质和类脂的结构和代谢，以及脂蛋白膜的结构和功能。第四篇论述核酸的结构和代谢的基本问题。第五篇包括一系列的专题，它们体现了现代生物化学中令人感兴趣的某些主要焦点。

我们设想可以采用多种方式使用本书，具体采用什么方法则取决于学生的水平、科目的重点和教师所特定的目的。下面是我个人对于在各种场合下如何使用本书的看法。可考虑三种主要的用法：大学生一学年用的综合性教程，大学生用的生物化学导论性教程，以及研究生和专业课的教程。

从第一篇到第四篇包括了大学生综合性课程的核心内容。这并不是说所有的章节都需要学习，或者一定要按书中的顺序来进行学习。本书包括的材料比一学年用的综合性课程所需量为多，由此为教师进行选择提供了很大的余地。我建议所有这类课程应该包括整个第一篇和第二篇的第 8、9、10 和 11 这几章。第二篇的第 7 章可考虑作选修用，因为这一章对热力学的处理比某些教师希望介绍给学生的内容更为详细。第二篇的第 12 章也可以作选修用，因为这一章安排了碳水化合物的结构和代谢的内容，而这对于理解后面的内容来说并不是必需的。学生基本上掌握了第一和第二篇中蛋白质功能和生物能力学的内容，就能直接进行下面第三篇或第四篇的学习。这两篇都重要，但是学习的次序可任意安排。在每

一篇中,选用哪些章或某些章的哪些部分都有很大的幅度可供考虑。这在很大程度上将取决于不同课程或者教师各自的目的。第五篇更是这样了。例如,若把重点放在脂质和生物膜上,那么也许需要包括整个第三篇和第五篇中与神经传导、激素和视觉等有关的章节。若是把重点放在与核酸有关的代谢上,那么第五篇中噬菌体和动物病毒这两章可以包括在内。

显然,本书所包括的材料比大学生生物化学导论性课程所需要的内容多得多。然而,只要对章节作审慎的选择,本书提供的具有启发性的解释和其他优点仍可以被那些并不需要深入细致内容的课程十分满意地采用。按本书的设计,从第一到第四篇中选择一些章节加以组合,就可以供作生物化学引论用。从第一篇开始,第1、4和5章可以作为结构和功能的概述。第8章到第10章的大部分内容对生物化学引论课是有用的。关于光合作用的第11章可考虑选读。在第三篇,读者可以直接跳到讲述生物膜结构与功能的第16和17章。在第四篇中,为了对核酸的结构和功能获得总的了解,读者无疑应采用第18、20、21和24章的大部分内容,而其余部分则不必包括在内。在提出以上的这些建议中,我已经考虑到了这种选择可能会使读者在理解某些章节时带来的困难。采纳我所提出的组合,在理解上不会产生特别的问题。

第一到第四篇中对中心议题的全面论述与第五篇介绍的专题结合在一起,使本书具有研究生水平的课程所必需的深度。为了适应某些课程要求加深和扩展内容的需要,已经编辑了一本补充教材,它包括从各种科学期刊上选出来的,与各个章节有关的阅读材料以及原始文献所附的参考资料要目。《Selected Readings in Biochemistry》一书由艾伯特·爱因斯坦医学院生物化学系的Julius Marmur, Sam Seifter和Sasha England三位教授编。

为了帮助所有学生掌握主要内容,在每一章末尾列有习题。这些习题是由作者们和我本人提供的。哥伦比亚大学生物科学系的一些研究生对这些习题进行了校订,以便使题意贴切和明晰。Cindy Hemenway, Richard Jove, John Noble, John D. Oberdick和Robert Rooney这些学生仔细地推敲了每一道题并作出解答,出版了解题指导与这本主要的教科书配套,这本解题指导包括每一章的内容提要、问题和全部问题的详细解答。

除了这本主要教科书以及上面述及的两本有关补充教材的作者外,在本书的出版过程中,我们得到了广大教师-科学家极大的帮助。

从第一稿到最后定稿的每一步都有评审者参加工作。作者们和我本人分别邀请评审者,要求他们对一些章的某些部分、整个章节或书的主要部分进行审定。我们请他们就本书的透彻性、精确性和易读性方面直率地发表评论。他们热情而实在地完成了任务,他们的批评性意见正是我们所需要的。参加正式评审工作的有: H. Guy Williams-Ashman (芝加哥大学); Jonathan Beckwith (哈佛医学院); Robert M. Bell (达克大学医学中心); Sherman Beychok (哥伦比亚大学); Konrad E. Bloch (哈佛大学); David Brindley (诺丁汉大学); Michael Cashel (国立卫生研究所); Roderick K. Clayton (康乃尔大学); Thomas Ebrey (伊利诺斯州立大学); Robert H. Fillingame (威斯康星州立大学); P. A. George Fortes (加利福尼亚州立大学圣地亚哥分校); Perry A. Frey (威斯康星州立大学); Govindjee (伊利诺斯州立大学); Jonathan Greer (哥伦比亚大学); Gary R. Jacobson (波士顿大学); W. Terry Jenkins (印地安纳大学布卢明顿分校); Jeremy R. Knowles (哈佛大学); Marilyn S. Kozak (匹兹堡大学); Robert Lefkowitz (达克大

学医学中心)；Richard Malkin (加利福尼亚州立大学伯克莱分校)；James L. Manley (哥伦比亚大学)；Julius Marmur (艾伯特·爱因斯坦医学院)；Christopher Miller (布兰德斯大学)；Leslie E. Orgel (脊髓灰白质炎研究所)；Mary J. Osborn (康涅狄克州立大学卫生中心)；Robert E. Parks (布朗大学)；William W. Parson (华盛顿州立大学)；Efraim Racker (康乃尔大学)；Charles C. Richardson (哈佛医学院)；Jane Richardson (达克大学医学中心)；William Scovell (博林·格林州立大学)；William L. Smith (密歇根州立大学)；Charles C. Sweeley (密歇根州立大学)；H. Edwin Umbarger (普杜大学)；Arthur Weissbach (罗歇分子生物学研究所)；Herbert Weissbach (罗歇分子生物学研究所)；Juan Yguerabide (加利福尼亚州立大学圣地亚哥分校)。

在很多情况下，我们发现就专门的议题请教个别专家是必要的。这些顾问们在本书成书过程的许多阶段上提供了有益的建议。下述是在这方面作出贡献的科学家：Sidney Bernhard (俄勒冈州立大学)；Martin Gellert (国立卫生研究所)；Bernhard Horecker (罗歇研究所)；Roger Kornberg (斯坦福大学)；Steve Lippard (哥伦比亚大学)；William Lipscomb (哈佛大学)；Sanford Moore (洛克菲勒大学)；Fred Richards (耶鲁大学)；Michael Rossmann (普杜大学)；Tom Steitz (耶鲁大学)；Alex Tzagaloff (哥伦比亚大学)；David Ward (耶鲁大学)。

从手稿的准备开始直到本书完成，我们作者一直受到 Addison-Wesley 出版公司许多人的大力协助。在组织作者队伍的早期阶段中组稿编辑 Laura Rich Finney 给予我们很大的帮助。在成书的整个进程中，高级编辑 Bob Rogers 始终如一地给予我们指点和鼓励。我们十分感激的其他给予我们帮助的负责人包括：出版部经理 Karen Guardino；艺术指导 Kris Belanger；和设计指导 Vanessa Pineiro。

本书的篇幅之大及其复杂性之高需要有几方面的专家来参与工作。最高荣誉应该归于我们的出版编辑 Marcia Mirski。她的专长和干劲使本书的出版周期大大缩短，而却丝毫不影响质量。James Madru 协助了她的工作，进行了一丝不苟的文字编辑。

由于 Irving Geis 描绘的许多图以及麻省理工学院的 Gary Quigley 和 Will Gilbert 提供的计算机绘制图，使本书的分子结构图增色不少。Jane Richardson 为第3章提供了她大量的蛋白质结构独特的带状绘画。全书中的大量图解是 Illustration Concepts 的 Michael Ockler 完成的。

对 Victor Helu, Beth Jacober, Linda Sproviero 和 Bongsoon Zubay 在手稿工作上对我的帮助谨表示我个人的感谢。Dennis Vance 希望对 Jean E. Vance 在编辑第13、14和15章时所作的有益的帮助表示谢意。

杰弗里·佐贝

1983年1月于纽约

作者一览表

- WAYNE M. BECKER (威斯康星州立大学, 植物学系), 编写第 8、9 和 10 章。
- RAYMOND L. BLAKLEY (圣·裘德儿童研究医院, 生物化学系), 编写第 19 章。
- JAMES W. BODLEY (明尼苏达州立大学, 生物化学系), 编写第 24 和 25 章。
- FREDERICK J. BOLLUM (三军医科大学, 生物化学系) 编写第 20 章。
- RONALD BRFSLOW (哥伦比亚大学, 化学系), 编写第 4 和 5 章。
- ANN BAKER BURGESS (威斯康星州立大学, 生物学基础课副主任), 编写第 21 章。
- RICHARD R. BURGESS (威斯康星州立大学, 麦卡德尔肿瘤研究实验室, 肿瘤学系), 编写第 21 章。
- JAMES P. FERRIS (伦塞勒工学院, 化学系), 编写第 32 章。
- PERRY A. FREY (威斯康星州立大学, 酶学研究所, 生物化学系), 编写第 6 章。
- IRVING GEIS (芝加哥大学, 生物物理和理论生物学系, 副主任), 编写第 1 章。
- MAX GOTTESMAN (国立肿瘤研究所, 分子生物学实验室, 主任), 编写第 27 章。
- SUSAN GOTTESMAN (国立肿瘤研究所, 分子生物学实验室), 编写第 27 章。
- LYOYD L. INGRAHAM (加利福尼亚州立大学, 戴维斯分校, 生物化学和生物物理系), 编写第 7 章。
- GARY R. JACOBSON (波士顿大学, 生物学系), 编写第 16、17 和 30 章。
- JULIUS MARMUR (艾伯特·爱因斯坦医学院, 生物化学系), 编写第 18 章。
- RICHARD PALMITER (华盛顿州立大学, 生物化学系), 编写第 29 章。
- WILLIAM W. PARSON (华盛顿州立大学, 生物化学系), 编写第 11 和 31 章。
- R. C. PETERSON (三军医科大学, 生物化学系) 编写第 20 章。
- MILTON H. SAIER, JR. (加利福尼亚州立大学, 圣地亚哥分校, 生物学系), 编写第 16、17 和 30 章。
- F. RAYMOND SALEMME (亚利桑那州立大学, 生物化学系), 编写第 2 和 3 章。
- JOE SAMBROOK (冷泉港实验室), 编写第 28 章。
- JACK STROMINGER (哈佛大学, 生物化学和分子生物学系), 编写第 12 章。
- H. EDWIN UMBARGER (普杜大学, 生物科学系), 编写第 22 和 23 章。
- DAVID A. USHER (康乃尔大学, 化学系), 编写第 32 章。
- DENNIS E. VANCE (加拿大, 不列颠哥伦比亚大学, 生物化学系, 主任), 编写第 13、14 和 15 章。
- GEOFFREY ZUBAY (哥伦比亚大学, 生物科学系), 编写第 2、3、4、5、12、18 和 26 章。

目 录

译者的话

前言

第一篇

蛋白质结构和功能

第一章 蛋白质概论

多聚物的构建	3
多聚物的折叠	6
顺序决定折叠	8
蛋白质的分类	12
酶	12
运输蛋白	15
贮藏蛋白	15
收缩系统的蛋白质	15
毒蛋白	16
抗体	16
激素	17
结构蛋白	18
结构的等级	19
蛋白质都是信息大分子	20
最后的加工：翻译后的修饰	24
蛋白质家族	25
分子结构的形象化	30

第二章 蛋白质结构的分析技术

蛋白质的化学结构	33
氨基酸组分的测定	33
一级结构的测定	36

肽的化学合成	40
蛋白质的溶解性质	43
蛋白质的溶解度	43
蛋白质的变性	44
物理化学分离和鉴定技术	45
以蛋白质电荷为依据的分离和鉴定方法	45
以分子量为依据的方法	47
以蛋白质的特异性相互作用为依据的分离方法	51
测定辐射的吸收或发射的方法	52
选读材料	56

第三章 蛋白质结构解剖学

蛋白质的一级结构决定其折叠结构	59
水的化学性质是决定蛋白质构象的重要因素	60
决定蛋白质构象的作用力	62
蛋白质的折叠与蛋白质结构的等级	67
肽链可能构象的空间限制	67
二级结构	72
氨基酸顺序和二级结构形成间的某些关系	75
二级结构和纤维蛋白	76
球蛋白的结构组建	80
肽链的手性对蛋白质结构组建的影响	80
二级结构间的聚集与结构域的形成	84
膜蛋白特殊的结构特征	90
四级结构	92
功能与可变动部分有关的蛋白质	96
血红蛋白：一种变构蛋白	96
肌肉：一种超分子聚集体	103
蛋白质的功能多样化	106
带有辅基的蛋白质	106

蛋白质进化中的多样化现象	108
分子进化与基因剪接	110
蛋白质在作用中的多样化: 抗体	110
选读材料	113

第四章 酶的催化作用 I

酶催化什么样的反应?	114
化学催化的某些通性	114
化学反应速度	114
速度是由反应物之间的有效碰撞决定的	117
催化剂的功能	118
酶催化反应的动力学	119
Michaelis-Menten 方程	119
Michaelis-Menten 方程的应用	121
酶催化反应的其他特性	122
胰蛋白酶家族	124
胰凝乳蛋白酶的催化机制	125
胰凝乳蛋白酶活性的动力学测定	132
活性部位中有关基团的类型	134
酶的抑制作用	134
胰蛋白酶的 reversible 抑制剂和不可逆抑制剂	136
pH 对酶活力的影响	137
羧肽酶 A	139
底物专一性	139
酶-底物复合物的结构	140
反应的机制	140
胰 RNase A	143
溶菌酶	148
选读材料	153

第五章 酶的催化作用 II

双底物反应的机制	154
乳酸脱氢酶	155
NAD ⁺ -乳酸反应的动力学研究	156
与辅酶和底物结合后发生的构象变化	157
酶反应的假设机制	159
乳酸脱氢酶的同功酶及其功能	159
酶活性的调节	160
酶活性的调节方式	161
天冬氨酸转氨甲酰酶: 别构调节酶的一个实例	162
别构效应影响酶活性的不同模型	166
大肠杆菌 RNA 聚合酶	167
选读材料	169

第六章 辅酶的结构和功能

硫胺焦磷酸 (TPP)	171
5'-磷酸吡哆醛	174
烟酰胺类辅酶	180
黄素类辅酶	185
结构	185
磷酸泛酰巯基乙胺类辅酶	189
α -硫辛酸	192
生物素	195
叶酸类辅酶	197
维生素 B ₁₂ 类辅酶	200
作为辅酶的金属离子	204
金属酶类与金属激活酶类	204
含铁酶类	205
含锌金属酶类	206
含铜金属酶类	207
其他金属酶和金属	208
选读材料	209

第二篇

糖代谢和化学能的生成

第七章 生物化学中的热力学

热力学概念	211
热力学量	211
内能和热力学第一定律	212
焓	212
熵和热力学第二定律	214
自由能: 自发性的判据	219
溶液热力学和化学势	221
热力学在生物化学中的应用	222
相平衡	222
溶质浓度对溶剂化学势的影响	222
膜平衡	223
溶液中的化学平衡	224
生物高聚物构象的能力学	234
选读材料	237

第八章 无氧条件下 ATP 的生成

化养生物的能量代谢	238
对能量的需求	238
能源	239
代谢途径	239

腺苷三磷酸 (ATP): 自然界的货币	240
生物氧化	242
葡萄糖的生物氧化	243
呼吸和发酵	245
通过糖酵解生成 ATP	245
糖酵解的第一阶段	247
糖酵解的第二阶段	250
糖酵解的第三阶段	252
发酵: 厌氧选择	254
丙酮酸是分支点	254
乳酸发酵	255
乙醇发酵	256
其他发酵选择	257
发酵能力学	257
糖酵解的其他底物	258
其他糖的分解代谢	258
贮存多糖的分解代谢	260
甘油的分解代谢	262
糖酵解的调节	262
糖原动用的调控	262
糖酵解途径的调控	264
磷酸葡萄糖酸途径	265
葡萄糖氧化和 NADPH 的生成	265
戊糖间互变	267
糖磷酸盐的进一步互变	268
磷酸葡萄糖酸途径的总结	269
选读材料	270

第九章 有氧条件下 ATP 的生成: TCA 循环

三羧酸循环	273
丙酮酸的氧化脱羧作用	273
TCA 循环的第一阶段: 乙酸的进入	276
TCA 循环的第二阶段: 氧化脱羧步骤	276
TCA 循环的第三阶段: 草酰乙酸的再生	279
TCA 循环的总结	282
碳经过 TCA 循环的流动途径	283
TCA 循环活性的调节	285
TCA 循环的双重性	286
由 TCA 循环中间物起始的合成途径	287
TCA 循环中间物的补充	288
TCA 循环中乙酰辅酶 A 的其他来源	290
脂肪作为能源	290
脂肪酸的 β 氧化作用	291
蛋白质作为能源	294

氨基酸的分解代谢	295
乙醛酸循环: 乙酰辅酶 A 的另一去向	297
乙醛酸循环作为合成途径	297
乙醛酸循环的总结	300
琥珀酸的葡萄糖异生作用	300
脂肪酸的葡萄糖异生作用	301
选读材料	302

第十章 有氧条件下 ATP 的生成: 电子传递

电子传递	303
还原电位	304
电子传递链	307
电子传递链上的电子传递体	308
确定传递体的次序	311
电子传递链的组织 and 功能	314
电子传递的总结	317
氧化磷酸化作用	318
P/O 比值和 ATP 合成的位置	318
与电子传递相偶联的 ATP 合成	319
呼吸状态和构象上的变化	319
氧化磷酸化作用的解偶联剂和抑制剂	320
氧化磷酸化的偶联机制	321
偶联的化学渗透模型	323
跨膜的质子迁移力	323
传递体的不对称性和质子的定向泵动	324
质子迁移力在 ATP 合成中的作用	325
线粒体的 ATP 生成系统: F_1 和 F_0	325
呼吸代谢的总结	328
呼吸代谢中 ATP 的产量	328
呼吸代谢的效率	329
呼吸代谢的基地: 线粒体的结构和功能	329
线粒体的发现和早期研究	329
存在和大小	330
结构和功能	330
线粒体内功能的区域化	331
丙酮酸和其他底物进入线粒体	331
电子进入线粒体	332
线粒体向外转运 ATP	334
呼吸代谢的整合作用	335
能量载荷	336
磷酸化位	336
巴斯德效应	336
选读材料	337

第十一章 光合作用

光合作用中电磁能被转化为化学能	338
光的物理定义	338
光合作用在膜上进行	340
叶绿素的光化学	340
光合作用依靠叶绿素的光化学反应性	340
光是如何与分子相互作用的	342
光导致了电子传递反应	343
叶绿素的光氧化生成了阳离子自由基	344
活性的叶绿素位于称为反应中心的复合物中	344
天线系统将能量传给反应中心	345
细菌的电子传递系统	347
由 P870 释放的电子依次流向细菌叶绿素、细菌脱镁叶绿素和醌	347
电子传递链将电子还给 P870 并且使质子跨膜移动	347
叶绿体电子传递系统	348
叶绿体有两个顺序连接的光系统	348
产生 O ₂ 需要在系统 II 中积累 4 个氧化态相当物	351
系统 II 先还原脱镁叶绿素再还原醌	352
系统 I 先还原叶绿素再还原铁硫蛋白	353
碳的固定	354
还原性戊糖循环	354
光呼吸和 C-4 循环	355
选读材料	358

第十二章 糖的结构和合成

单糖及其有关的化合物	360
糖可形成分子内的半缩醛	361
结构相关的糖族	363
糖苷键连接形成双糖和多糖	363
双糖	363
多糖	364
葡萄糖异生作用	369
糖苷键的合成	372
形成活化的单体结构单元	372
双糖的合成	373
贮能多糖的合成	373
糖原的裂解	374
结构多糖的合成	375
细菌细胞壁的合成	375
肽聚糖结构	375
肽聚糖的生物合成	376
O-抗原的合成	383

选读材料	385
------	-----

第三篇

脂质和生物膜

第十三章 脂肪酸和三酰基甘油的代谢

脂肪酸	388
脂肪酸的结构	388
脂肪酸的性质和分析	390
三酰基甘油 (甘油三酯)	392
脂肪组织中脂肪酸的动用和转移	392
三酰基甘油中脂肪酸的动用	392
清蛋白: 血浆中脂肪酸的一个主要载体	393
酰基辅酶 A 合成酶: 活化脂肪酸的酶类	394
脂肪酸进入线粒体的传送	395
脂肪酸的氧化作用	395
历史背景	395
β 氧化作用的概貌——脂肪酸分解的主要路线	396
β 氧化作用的酶学	397
不饱和脂肪酸的氧化作用	397
奇数碳原子脂肪酸的氧化作用	398
α 氧化作用和雷富孙氏病	400
ω 氧化作用	402
酮体的形成和利用	402
脂肪酸的生物合成	403
历史进展	403
饱和脂肪酸生物合成的反应	404
乙酰辅酶 A 羧化酶	406
大肠杆菌的脂肪酸合成酶	407
耻垢分枝杆菌的脂肪酸合成酶	409
真核生物的脂肪酸合成酶	409
单不饱和脂肪酸的生物合成	410
多不饱和脂肪酸的生物合成	412
与脂肪酸合成有关的代谢	412
脂肪酸代谢的调控	413
乙酰辅酶 A 羧化酶和脂肪酸合成酶的浓度	415
底物和产物	415
辅助因子的供应	416
激活剂和抑制剂	416
结论	416
选读材料	417

第十四章 甘油酯、神经鞘脂和前列腺素的代谢

甘油酯	418
磷脂的结构	418
大肠杆菌中磷脂的合成	422
真核生物中甘油酯的合成	425
三酰基甘油的合成	425
真核生物中磷脂的生物合成	428
烷基醚和烯基醚的生物合成	432
真核生物中磷脂生物合成的调控	434
大肠杆菌中脂肪酸和磷脂生物合成的调控	435
磷脂酶	437
磷脂在膜中的合成和装配	438
磷脂交换蛋白	438
鞘脂	439
结构	439
鞘脂的生物合成	441
鞘脂的分解代谢及其有关的代谢病	443
糖鞘脂的特化功能	447
前列腺素及其有关化合物	447
历史进展	447
结构	448
分析	449
生物合成	449
分解代谢	452
前列腺素的功能	454
选读材料	455

第十五章 甾类化合物和脂蛋白的代谢

胆固醇和有关的甾醇	456
胆固醇的结构	456
胆固醇的生物合成	457
脂蛋白代谢	466
脂蛋白的结构和分类	466
脂蛋白的合成和分泌	468
乳糜微粒和极低密度脂蛋白(VLDL)的分解代谢	468
低密度脂蛋白(LDL)的分解代谢	469
家族性高胆固醇血症:一种由胆固醇堆积引起的严重疾病	470
高密度脂蛋白(HDL)的分解代谢	470
胆汁酸	471
甾类激素	474
哺乳动物的胆固醇代谢	474
脂溶性的维生素、萜和多聚乙酰	476
脂溶性维生素	476
萜	477

多聚乙酰(聚交酯)	481
选读材料	483

第十六章 生物膜:结构和装配

生物膜的组分	485
真核细胞膜的分离	485
细菌细胞被膜的组分	488
膜脂	490
膜脂自发地形成有序的结构	494
生物膜蛋白	496
生物膜的结构	504
流动镶嵌模型	504
影响膜物理性质的因素	508
生物膜的不对称性	511
生物膜的生物合成和装配	513
膜装配的拓扑学和组分协调	514
膜蛋白的生源机制问题	516
信号假说	516
有别于信号机制的其他机制	520
选读材料	522

第十七章 生物膜:传送

生物传送的理论和热力学	524
简单扩散和载体媒介的传送	524
跨膜传送的能力学	527
主动传送和基团移位	528
生物传送中的能量偶联机制	530
膜传送研究的实验方法	530
促进扩散的传送系统	532
初级主动传送: $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ ATP酶	533
其他离子移位 ATP 酶	534
由电子传递和光驱动的初级系统	537
细菌结合蛋白的传送系统	538
次级主动传送: 离子梯度和电梯度	541
线粒体 ATP/ADP 交换器	543
基团移位: 细菌的磷酸烯醇丙酮酸(PEP): 糖磷酸转移酶系统	544
细菌中的能量互变和主动传送	546
透性酶功能的调节	547
生物传送的分子机制	547
概念模型: 运动载体与微孔	547
传送蛋白: 运动载体还是微孔?	551
生物膜中的分子传送机制	554
纯化传送蛋白的重建	557
结束语	560
选读材料	560

第一篇

蛋白质结构和功能

第一章

蛋白质概论

十九世纪中期，荷兰化学家 Gerardus Mulder 从动物组织和植物体液中提取出一种共同的物质，他认为，这种物质“在有机界的一切物质中无疑是最重要的，缺少它我们这个星球上的生命很可能就不存在。”根据著名瑞典化学家 Berzelius 的提议，Mulder 将这种物质命名为蛋白质（蛋白质 Protein 来自希腊语 Proteios，意指“第一重要的”）。同时 Mulder 还把这种称为蛋白质的物质归结为一个特定的化学式 ($C_{40}H_{62}N_{10}O_{12}$)。他的这个化学式从蛋白质化学来说当然是错误的，但认为有一类对活的有机体所必不可少的物质存在，从这一点来说却是正确的。因此蛋白质一词一直使用下来。

蛋白质是细胞内含量最高的组分。酶、抗体、多肽激素、运输分子乃至细胞的自身骨架都是由蛋白质构成的。蛋白质是结构和功能上形式种类最多，也是最为活跃的一类分子，它是生命体系的支柱，几乎在一切生命过程中都起着关键作用。蛋白质是一种信息大分子，由染色体上核苷酸碱基顺序所编码的遗传信息最终是通过蛋白质来体现的。从本质上来说，蛋白质是一类具有很强专一特性的复杂大分子，每种蛋白质在实现细胞内协调一致的活性中扮演着各自特定的角色。它们互相配合共同来拆建分子、摄取能量、抵御外敌、充当传递系统并且甚至去合成遗传器本身。

关于蛋白质是否具有特定的分子结构直到 1930 年仍还有相当多的疑问。人们通常把蛋白质仅仅看成是胶体聚集物。1934 年，Bernal 和 Crowfoot 着手用 X-射线为分析手段对蛋白质进行研究，当初的结构概念将蛋白质设想成如同六角形环那样有规则的几何排列。Perutz (1949) 的早期研究认为，血红蛋白可能是由平行短棒排成的六方晶格所组成。实际结构是六十年代用 X-线晶体衍射法测得的，它完全代表了分子本身的构建方式，因而颇有意义。

肌红蛋白是第一个从原子细节上被弄清的蛋白质，这要归功于剑桥大学的 John Kendrew 和他的助手。五年后，伦敦皇家学会的 D. C. Philips 及其同事阐明了第一个酶的结构。在肌红蛋白结构测定工作完成后的二十年中，已有 100 多种蛋白质的分子结构被揭示。据估计，人体中可能有 100,000 种不同的蛋白质。有人认为很可能所发现的每一种分子的结构都不相同，因而把蛋白质分子解剖学的研究看成是陷入了混乱的绝境。然而所幸的是，事实并非如此。最初测定的肌红蛋白和血红蛋白，两者的结构相似性非常明显。蛋白质这种结构相似的现象还在不断地被发现。现在人们对于大多数已知的结构已经不是作为一个孤立的分子而是作为一个类群来研究了。

多聚物的构建

每一个蛋白质分子可以看作是氨基酸的多聚物。有 20 种氨基酸，每个氨基酸通过它们共同的骨架与 20 种不同侧链（称为 R 基）氨基酸中的另一个相结合。图 1-1a 表示的是单个氨基酸结构，中间那个具有四面体结构的碳原子称为 α -碳原子 (C_α)，它以共价键在一侧与氨基 (NH_2) 相接，另一侧与羧基 ($COOH$) 相接，与它的第三根键相接的总是氢原子，与第四根键相接的是一个可变的侧链 (R)。在中性溶液 (pH7) 中，羧基失去一个质子而氨基则获得一个质子。于是，溶液内的氨基酸显中性，同时形成一种称为两性离子的带有双重电荷的分子 (图 1-1b)。

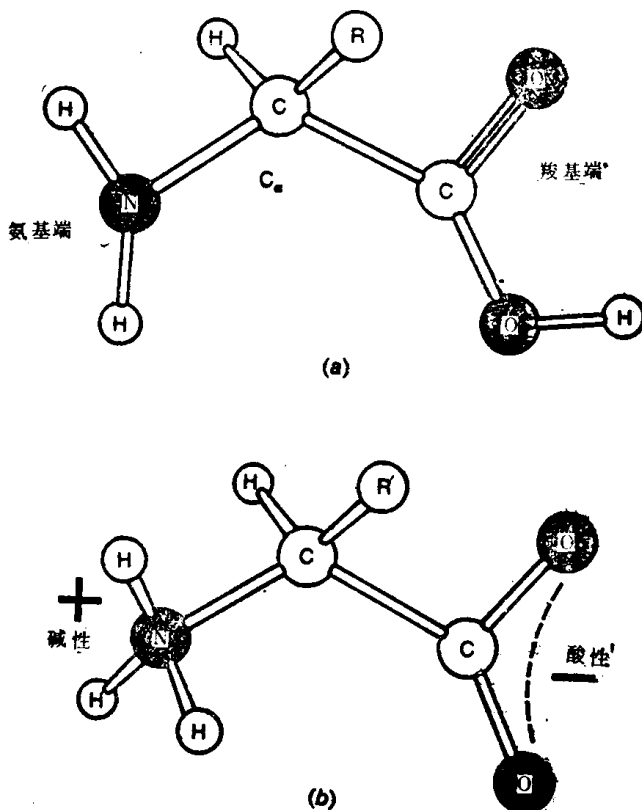


图 1-1 氨基酸结构。(a) 不带电荷的氨基酸，
(b) 带有双重电荷的两性离子。

氨基酸相互连接依靠的是肽键，它是由一个氨基酸的羧基与另一个氨基酸的氨基之间失去一分子水所形成的。图 1-2 表示两个氨基酸相接形成一个二肽。肽键 ($-CO-NH-$) 具有部分双键的性质，这是因共振而产生的，其结果使肽键处于一个平面上。任何数目的氨基酸都能以这种方式连接成一条多肽链。低于 20 个左右氨基酸长度的短链称为肽。小的蛋白质分子，一条链内含有 50~100 个氨基酸；大的蛋白质分子，含有 300 个氨基酸。肌球蛋白是肌肉蛋白质中最大的一条多肽链，大约由 1,750 个氨基酸组成。图 1-3 所表示的是一段直线排列的蛋白质肽链，其中作为主链的重复单元是 α -碳原子和酰胺平面。在每一个 α -碳原子上都附有不同的侧链。这些可变的侧链直接有助于肽链的折叠，从而最终造成蛋白质分子功能上的多样性。在图 1-3 中，侧链是用球棍模型表示的，而图 1-4 的实体模型则更加真实。在图 1-4 中，从最小的甘氨酸到带有庞大芳香环的苯丙氨酸有五种大小不同的侧链，请注意它们的差别。

氨基酸的分子量从甘氨酸到色氨酸其变化范围在 75 和 204 之间。较小的蛋白质即核糖核酸酶含有 124 个氨基酸，分子量为 13,700。由此可以算出核糖核酸酶 (RNase) 内氨基酸残基的平均分子量为 110。如果加上聚合过程中所失去的水的分子量 18，则 RNase 内氨基酸的平均分子量为 128，这与图 1-4 中的亮氨酸的分子量大致相等。

蛋白质中常见的 20 种氨基酸除甘氨酸外，都有一个连接四种不同取代基的不对称的 α -碳原子，其中异亮氨酸和苏氨酸还带有第二个不对称碳原子。 α -碳原子的不对称使氨基酸具有手性的特征。图 1-5 表示丙氨酸两种可能存在的异构体，分别称为 L-丙氨酸和 D-

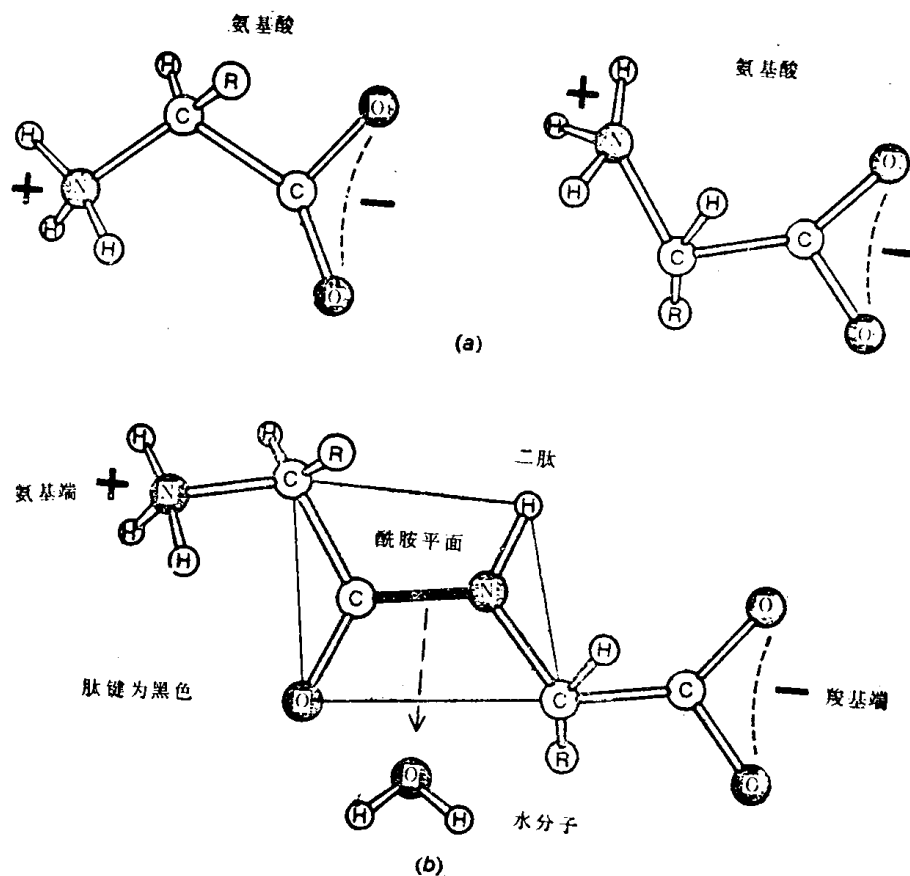


图 1-2 由两个氨基酸形成二肽。(a) 两个氨基酸，(b) 肽键 (CO—NH) 将一个氨基酸的羧基与另一个氨基酸的氨基连接起来，反应中失去一分子水。

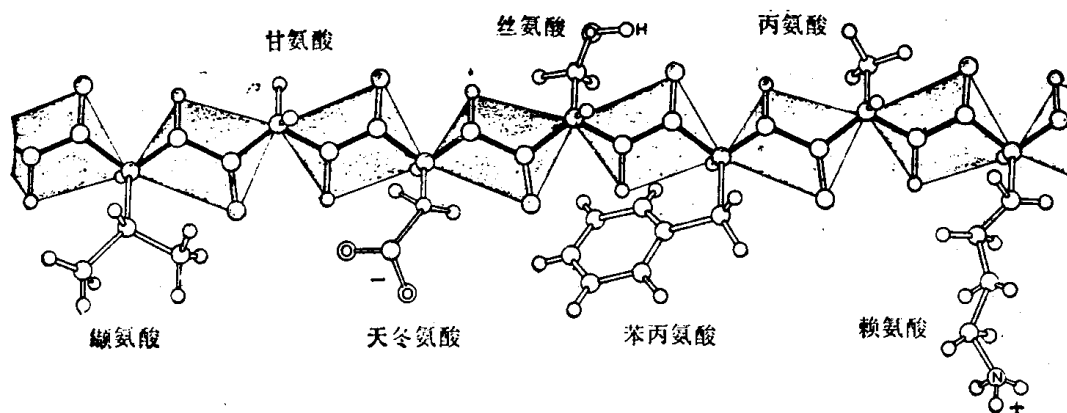


图 1-3 多肽链结构。

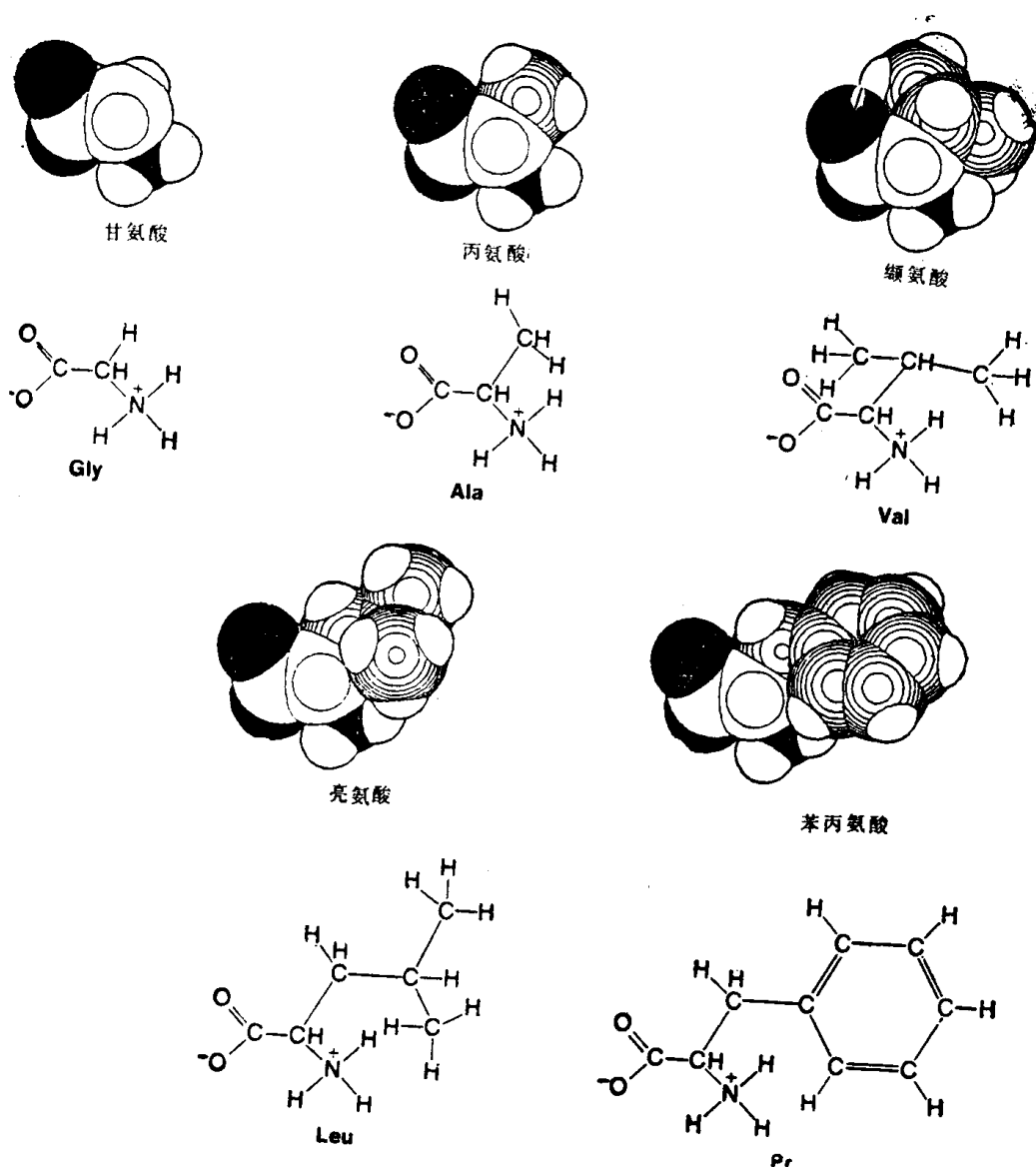


图1-4 存在于蛋白质中某些天然氨基酸的实体模型。不同的氨基酸其差别在于与 α -碳原子相连的R基团彼此不同。

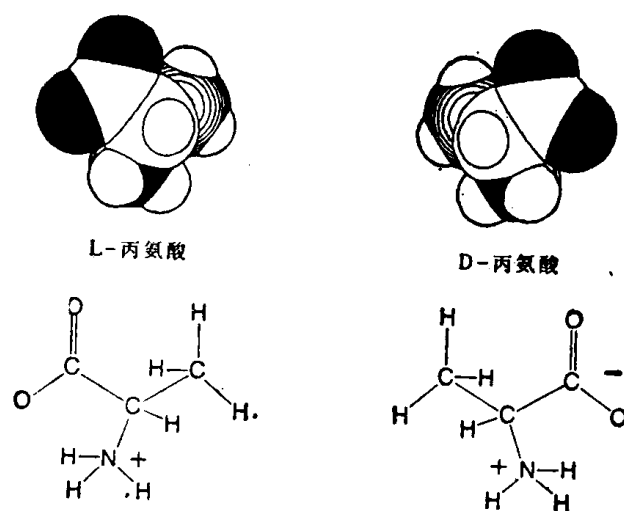


图1-5 L-丙氨酸及其镜像D-丙氨酸。