

生物化学的动态

(譯文集)

上海科学技术出版社

生物化学的动态

(譯文集)

赵升皓等譯

上海科学技术出版社

內 容 提 要

本书摘譯了近几年来生物化学发展方面的重要文献。其中第1篇是“細胞机”中的能量轉变;第2~12篇是有关蛋白质、核酸、复糖、脂肪酸、乙酰輔酶、肌紅蛋白和血紅蛋白方面的研究成果;第13、14两篇討論了遺傳的分子基础和遺傳密碼;第15篇是光合作用;第16篇是有关分子病的專門知識;书末附帶介紹了有关酶的几个問題。有实际的参考价值,可供高等院校有关专业的师生以及与此領域有关的研究工作者参考。

生物化学的动态(譯文集)

赵 升 皓 等 譯

上海科学技术出版社出版(上海瑞金二路450号)

上海市书刊出版业营业許可証出 093 号

上海市印刷五厂印刷

新华书店上海发行所发行

开本 850×1156 1/32 印张 17 16/32 插頁 2 排版字数 468,000

1966年5月第1版 1966年5月第1次印刷

印数 1—1,400

統一书号 13119·699 定价(科七) 3.00 元

目 录

“細胞机”中的能量转变	1
一、綫粒体的結構.....	2
二、氧化磷酸化.....	3
三、檸檬酸循环.....	4
四、电子傳遞鏈.....	7
五、电子傳遞鏈中的几个成員.....	8
六、电子傳遞順序.....	10
七、綫粒体中的脂蛋白.....	10
八、維生素 E、K 和輔酶 Q.....	11
九、氧化磷酸化偶联的破坏.....	12
十、ATP 的作用.....	16
蛋白质合成的基因調节机制	20
一、引 言.....	20
二、可誘导酶系和可阻抑酶系.....	22
三、調节基因.....	33
四、操纵基因和操纵子.....	50
五、結構基因显现的动力学以及結構信息的性质.....	58
六、結 論.....	66
核酸的代謝	74
一、RNA 的合成与生长速度的关系.....	74
二、RNA 的代謝稳定性.....	75
三、RNA 的不均一性.....	78
四、合成 RNA 的場所.....	80
五、DNA 的体内复制.....	83
六、DNA 和 RNA 与蛋白质合成的关系.....	86
七、核苷酸庫及其与核酸代謝的关系.....	87
八、核酸合成的調节.....	90

九、核苷酸的代謝	93
十、核苷酸衍生物	96
十一、核酸代謝的干預	97
十二、核酸酶	101
复糖的生物合成	111
一、形成单糖的光合中間物	111
二、水解酶催化的可逆反应	117
三、低聚糖形成的机制	118
四、在磷酸化酶作用下合成 α -結合的多糖	128
五、分支多糖的合成	134
六、糖元和支鏈淀粉的結構	139
七、借助轉糖酶合成淀粉-糖元型多糖	142
八、由糖的核苷酸借助轉糖酶合成多糖	146
九、葡聚糖的合成	148
十、由蔗糖合成果聚糖	150
十一、 β -結合的糖的合成机制	152
飽和脂肪酸的合成	163
一、关于脂肪酸降解过程的逆轉	163
二、由丙二酰 CoA 合成脂肪酸的机制	164
三、合成脂肪酸的多酶系統的結構和功能	179
四、丙二酰 CoA 与芳族化合物合成的关系	182
不飽和脂肪酸的合成和代謝	188
一、多重不飽和脂肪酸	192
二、缺氧条件下的机制	193
乙酰輔酶的結構和生物功能	204
一、輔酶 A	204
二、酰基供体反应	207
三、酰基受体反应	213
四、結 論	225
抹香鯨肌紅蛋白的氨基酸順序	234
I. 化学研究	234
一、抹香鯨肌紅蛋白的氨基酸組成	234
二、用胰蛋白酶水解肌紅蛋白 IV 和 V 获得的肽类	237

三、末端基分析	239
II. X射綫法的部分測定及其与化学結果的关系	241
一、鉴定側鏈的方法	242
二、X射綫資料和化学数据間的关系	245
三、肌紅蛋白結構的若干特点	250
III. 抹香鯨肌紅蛋白与人血紅蛋白的氨基酸順序的比較	252
血紅蛋白	263
一、血紅蛋白的不均一性	263
二、血紅蛋白的粗結構	265
三、 α 鏈、 β 鏈和 γ 鏈的一級結構	268
四、血紅蛋白的二級、三級和四級結構	271
五、人体异常血紅蛋白	275
六、結構与功能	278
七、其它文献	283
蛋白質的結構与功能	289
一、蛋白质結構的一般情况	289
二、二硫桥鏈的性质及其与生化功能的关系	290
三、蛋白质結構与遺傳問題	292
四、蛋白質的精細結構与功能的关系	293
五、酶的活性中心問題	297
六、結 語	300
肽的合成和蛋白質的結構	304
一、关于氨基酸順序的确定問題	305
二、肽的合成方法	308
三、胰島素人工合成的进展	315
四、結 論	319
五、附 言	320
感染核糖核酸	325
一、核酸的組成和結構	326
二、核酸的生物活性	332
三、烟草花叶病毒(TMV)中的感染 RNA	335
四、結 論	353
遺傳的分子基础	359

一、核酸在遺傳方面的重要性	359
二、DNA 的化学結構及大分子結構	365
三、RNA 的化学結構及大分子結構	381
四、核蛋白	389
五、化学結構的生物学含义	397
六、核酸与蛋白质合成的关系	407
七、复 制	414
八、摘 要	418
九、补 記	420
遺傳的化学基础和遺傳密碼	441
一、密碼解讀机制	442
二、以合成多核苷酸作为信使	445
三、氨基酸密碼	447
四、簡併性(Degeneracy)	452
五、密碼三联体和突变	455
六、密碼的普遍性	457
七、关于密碼三联体碱基順序的初步探討	458
八、由多核苷酸信使所合成的多肽的鉴定	460
九、結 語	464
光合作用	467
一、能量的傳遞和利用	470
二、光合細胞器的結構和机能	477
三、光合反应的生物化学	492
分子病	504
一、血紅蛋白分子	505
二、遺傳問題	506
三、表現型效应	508
四、补偿反应	509
五、总 結	511
附录一、关于酶的几个問題	514
附录二、簡名表	553

“細胞机”中的能量轉变

D. E. Green, Sidney Fleischer

作者把綫粒体比作一部生产“細胞电”(三磷酸腺苷)的精巧的机器。他們首先解剖了这部机器的結構特点,进而着重地叙述了它生产三磷酸腺苷的途径——氧化磷酸化的机制。又圍繞这一中心討論了呼吸鏈中可能发生氧化磷酸化的环节和电子傳遞系列的成員及其与綫粒体結構的关系。(譯者)

汽車是一种将碳氫化合物的化学能轉变为动能的机器。这种机器完成能量轉变的机制,我們是完全了解的,因为汽車是由人們自己設計的。細胞同样是一种将食物的化学能轉变为生命活动所需的各种形式的能量的轉換工具,但是我們并不熟悉发生这些能量轉变的机制,因为这类机器的設計至今还是一个难解的謎。这种能量轉变是生活細胞中最根本的过程,我們对于細胞如何进行能量的轉变没有一个清晰的概念,因此对于細胞的認識将会受到严重的限制。

在表 1 中作者搜集了一些較為熟悉的、生活細胞中所进行的能量轉变的例子。由此可見,自然界有着种种极其不同的能量轉变,就中有許多是人类的技艺尚难与之相比拟的。

本文作者将集中討論一种“細胞能量轉变机构”的本质,但是其中有些通則是可应用于全部机构的。自然界很少制造某种单一的、巨型的机器,而代之以成千上万个同样的精細的机器,如視网膜錐杆、肌原纖維、腎小球囊(Bowman capsules)等等。當我們更深入研究这些机器的时候,便能发现它們的能量轉变是分子水平的,同时也只有从分子水平来实验研究才能探索出这类机器的秘密。例如,肌肉收縮的基础即建筑在可收縮的蛋白质如肌动蛋白(actin)和肌球蛋白(myosin)的性质及其变化之上^[1]。視觉的基础是建

表 1 生活細胞中的能量轉变

能 量 轉 变	器 官
化学能变为电能	大脑, 神經
声能变为电能	耳
光能变为电能	眼
化学能变为渗透能	肾脏
光能变为化学能	叶綠体
化学能变为輻射能	萤火虫的发光器官
化学能变为机械能	肌肉
流体靜压能变为电能	耳
化学能变为电能	鼻, 舌

筑在视觉色素, 即視紅紫质(rhodopsin)的性能和变化之上^[2]。这些具有催化性质的、高度专门化了的分子, 排布成一种极其复杂的结构。如不考虑这种结构, 则不可能进行深入的分析。引以为奇的是, 人們总希望得到一种高度复杂的人为机器, 而生物化学家面临着同样复杂的生物机器的时候, 却又感到无从着手。

一、綫粒体的结构

动物、植物和微生物的一切需氧細胞, 都含有特别的雪茄烟

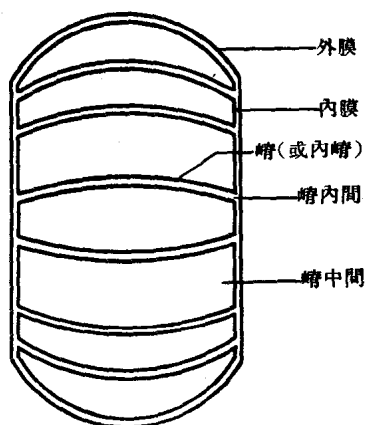


图 1 心脏綫粒体模式图

状物, 叫做綫粒体 (mitochondrion)。它是細胞的能量的工厂。图 1 是一个典型的綫粒体模式图。其长軸約 1~3 微米, 短軸为 0.1~0.5 微米(一微米就是一毫米的千分之一)。讀者可以看出, 封套或外膜 (outer envelope or external limiting membrane) 和填充内部的內嵴 (crista)^[3] 都具有双层膜结构。下面就会讲到, 这种双层膜结

构是有其功能意义的。

在象成纤维细胞 (fibroblast) 那样的生活细胞内, 线粒体的形状不断改变^[4]。一个长的线粒体可分为几个子线粒体; 反之, 若干个线粒体可融合成一个大线粒体。用适当的方法如声波振动 (sonic irradiation) 可将线粒体碎裂成所谓裂化线粒体 (miniature mitochondria)。这些裂化线粒体仍能维持其特别的结构, 在功能上也与其母体没有什么区别 (见图 2)^[5]。这就能说明线粒体机能的真实单位并不是线粒体整体, 而是更小的结构。这样, 我们可以把线粒体看作是由某些基本的机构重叠而成的聚合体 (polymer)。在单个线粒体中有成百成千个这样的结构。图 3 表示了这一概念。

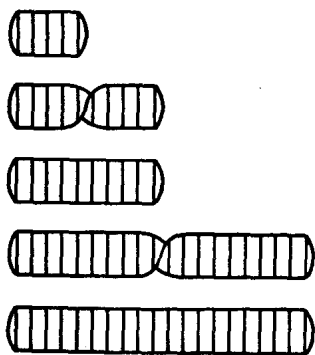


图 2 在声波振动或在其它切变力作用下线粒体碎裂的示意图

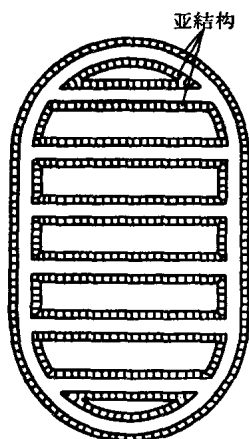


图 3 线粒体的亚结构 (subunits) 模式图

二、氧化磷酸化

现在开始讨论线粒体机器。实质上, 线粒体是将糖类代谢产物丙酮酸的氧化过程与 ATP 的合成进行偶联的工具^[6~9]。丙酮酸燃烧为 CO_2 和 H_2O 的作用是合成 ATP 的推动力。在进行深入的讨论之前, 先应扼要地谈谈偶联作用的意义。ATP 可视为一

程即可往复循环(见图6)。每循环一次消失一分子丙酮酸,生成一分子草酰乙酸。

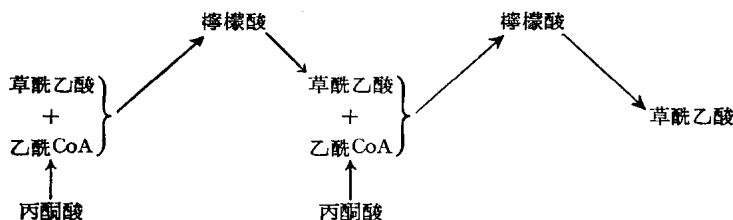


图6 檸檬酸循环的重演

在丙酮酸氧化成 CO_2 和 H_2O 的过程中,吸收5原子氧,而由无机磷酸与ADP合成15分子ATP(见表2)。这就是所谓的氧化磷酸化^[12,14],也是线粒体的中心功能所在。

表2 线粒体中一分子丙酮酸的氧化磷酸化

- a) 完全氧化…… $\text{CH}_3\text{COCOOH} + \frac{5}{2}\text{O}_2 \rightarrow 3\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$
- b) 可净得…… $15\text{ADP} + 15\text{Pi} \rightarrow 15\text{ATP}$
- c) Pi/O 比…… $15/5=3$

从肝、肾和心肌获得的线粒体不仅能氧化丙酮酸,同时也能氧化脂肪酸。这可视为脂肪酸的氧化局限在线粒体之中(见图7)的理论根据。丙酮酸^[15,16]和脂肪酸^[17,18]都产生同样的二碳酸(即乙酰CoA)^[19]。因此,不论是脂肪酸还是碳水化合物都可作为檸檬酸循环的原料。

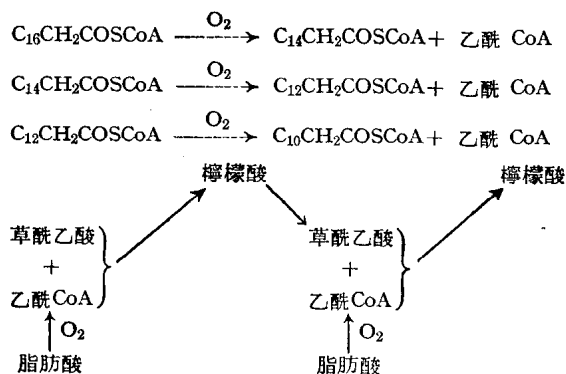


图7 线粒体中脂肪酸的降解

以綫粒体氧化脂肪酸与氧化丙酮酸有两点重大差异。脂肪酸本身决不能以綫粒体氧化，脂肪酸的氧化过程要由檸檬酸循环中的某些成員来引发。此种引发剂需量甚微（催化量），我們叫它做点火物（sparker）。点火物的作用有二：（1）供給草酰乙酸；（2）借氧化磷酸化生产 ATP。我們已經知道草酰乙酸是檸檬酸循环中

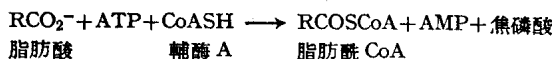
表 3 在肾脏循环酶*系中由延胡索酸引发的脂肪酸氧化^[11]

添 加 物	氧的消耗量**
丁酸 (30 微克分子)	10
丁酸 + 延胡索酸 (0.5 微克分子)	200
丁酸 + 延胡索酸 (3.0 微克分子)	287
辛酸 (5 微克分子)	0
辛酸 + 延胡索酸 (0.5 微克分子)	140

* 此处用循环酶(cyclophorase)一名表示綫粒体的功能特性。

** 因延胡索酸氧化而吸收的氧已予校正。

所必需的成員之一，但为什么还需要 ATP 呢？脂肪酸氧化的第一步是脂肪酸以 ATP 催化而轉变为其相应的輔酶 A 的酯^[20,21]：



輔酶的 SH-基与脂肪酸的羧基相連而成硫酯(thioester)鍵^[22](見图 8)。因此首先需要点火物生产 ATP，而使脂肪酸轉变为其活性形式。这种活性脂肪酸又进而氧化成乙酰 CoA，当然必須就近有草酰乙酸，而后才能使檸檬酸循环开始进行。这个循环一旦运轉，就不再需要 ATP，也不需要草酰乙酸了。因为这两种物质都可在循环过程中产生。这說明了为什么我們要把引发脂肪酸氧化与檸檬酸循环的底物并在一起討論。这一过程仅仅是引发作用中的一种。这些发现的事实充实了一句熟知的名言——脂肪是在碳

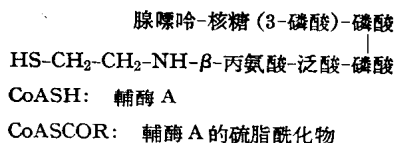


图 8 輔酶 A 的結構单位

水化合物的烈焰中燃烧的。

四、电子传递链

柠檬酸和脂肪酸的氧化循环的化学细节我们已了解了不少。现在要问这些氧化反应是如何与 ATP 的合成偶联起来的？实质上我们目前并不全部了解，然而仍能以很大的精确性来概述这一问题。

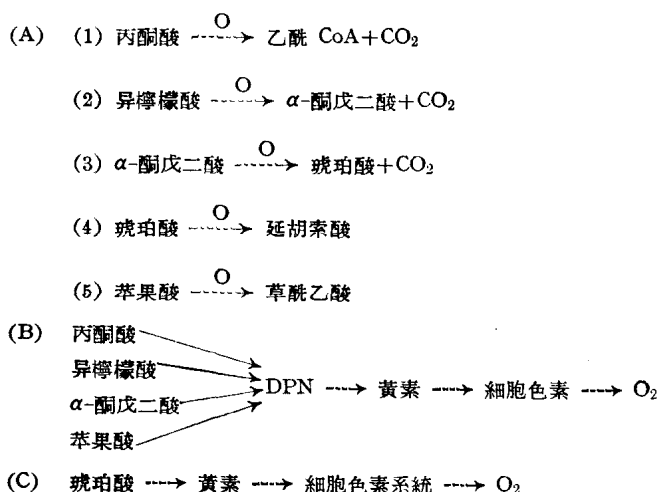


图 9 柠檬酸循环与电子传递链的关系

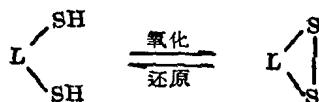
(A) 柠檬酸循环的 5 个氧化步骤；(B) 通过 DPN 与电子传递链发生反应的底物；(C) 琥珀酸氧化链诸成员的次序

图 9 所表示的是柠檬酸循环的 5 个氧化步骤。电子从丙酮酸、异柠檬酸、 α -酮戊二酸、琥珀酸和苹果酸上脱下来，最后传递到分子氧。从底物上脱下的电子不是简单地直接地传递给分子氧，而是通过一个最精巧的电子传递链；链中的某些地方即为电子流偶联 ATP 合成的机构，氧化作用是失去电子或传递电子，而所谓电子流，即电子从被氧化的物质传递到链中的下一个物质，此物即被还原。

五、电子传递链中的几个成员

現在討論一对电子通过电子传递链的途径。在这个链中包含哪些物质呢？实际上細胞中某些最重要的催化剂是这个链中的名誉成员。但此处我們仅限于討論那些已知参与电子传递过程而能起氧化还原作用的物质。这些物质已列于图 10。首先是硫辛酸

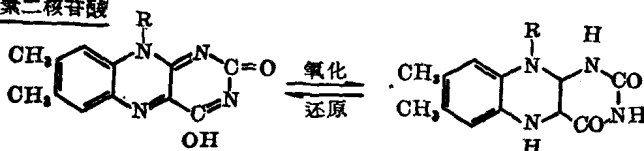
- (A) 硫辛酸
(6,8-二硫辛酸)



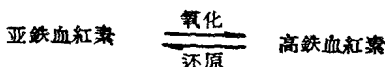
- (B) 二磷酸吡啶核苷酸
(DPN)



- (C) 黄素二核苷酸



- (D) 細胞色素系統 (a, b, c₁ 和 c)



- (E) 輔酶 Q

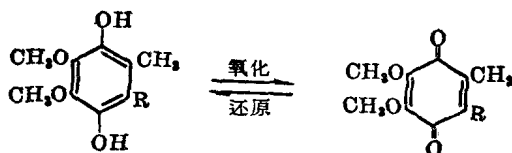
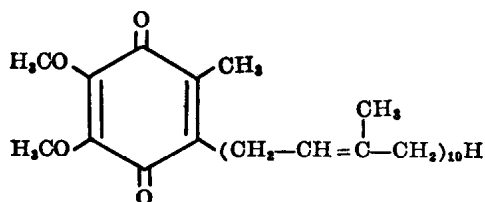


图 10 电子传递链中已知的氧化还原成员

(A) 硫辛酸; (B) 二磷酸吡啶核苷酸; (C) 黄素二核苷酸;
(D) 細胞色素系統; (E) 輔酶 Q

(lipoic acid), 这是一种 B 族維生素^[23,24]; 其次是含有烟酰胺 (B 族維生素的另一成員) 的 DPN^[25]; 再次是黄素腺嘌呤二核苷酸 (核黄素的一种絡合物)^[26]; 此外是含血紅素的蛋白质, 其中至少有四种: 即細胞色素 a, b, c₁ 和 c^[27]。但这里决沒有把所有的成員都包罗在內。电子傳遞鏈还包括一定量的非血紅素铁、銅和鎂^[7]。最近本實驗室从綫粒体中分离了一种新的醌, 輔酶 Q₁₀, 并已证明它是綫粒体电子傳遞鏈中的成員^[28]。其結構式如下:



傳遞鏈中可能还有其他成員, 但尚未被分离和鉴定。

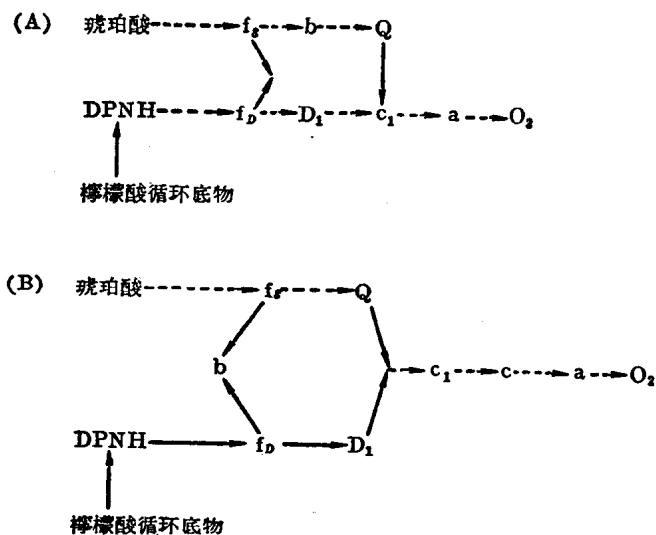


图 11 关于綫粒体电子傳遞鏈中的两个电子傳遞順序

f_s = 琥珀酸黄素蛋白脫氫酶; f_D = DPNH 黄素蛋白脫氫酶; Q = 輔酶 Q; D_1 = 二硫辛酸(dithio-lipoic acid)脫氫酶; a, b, c₁ 和 c = 細胞色素

目前有大批的工作正在从事确定电子傳遞鏈中的成員的順序^[30,31]。这里推荐两个已創議的順序(见图 11), 或許了解傳遞鏈是有益的。目前我們實驗室正在积极研究這個問題。

六、电子傳遞順序

讀者还会記得, 在丙酮酸氧化中每吸收一原子氧, 即可合成 3 分子 ATP。一对电子即相当于一个氧原子。因此, 在电子傳遞鏈中需有 3 个地方的氧化还原可导致 ATP 的合成。电子傳遞順序至少有 7 处是发生氧化还原反应的, 其中必然只有 3 处是与磷酸化有关的。因此, 了解在这些成員中有哪些是在电子傳遞鏈中两两衔接的, 以及哪些衔接处是参与磷酸化等問題, 都有极大的价值。

七、綫粒体中的脂蛋白

前面我們有意忽略了一点: 即綫粒体中大約含有 20% 的类脂^[32]。在前两年关于类脂的知識已有所积累, 目前已能够明确地指出綫粒体类脂的功用。然而應該注意到这种物质并不是涂抹在綫粒体的表面, 或是均匀分布在整個綫粒体之中。与此相反, 它呈紧密包装的脂蛋白 (lipoprotein) 形式排列于其中。在电子傳遞鏈中至少有四种不同的脂蛋白 (見表 4)。每种脂蛋白約含有 85~96% 的类脂, 并具有独特的結構, 独特的組成。例如, 輔酶 Q

表 4 从牛心綫粒体中分离的脂蛋白^[33~36]

	类 脂 含 量	Q	类胡萝卜素
輔酶 Q 脂蛋白	96%	+	+
細胞色素 c ₁ 脂蛋白	約 75%	0	0
f _D 脂蛋白*	86%	0	0
类脂細胞色素 c	?	0	0

* f_D = DPNH 黃素蛋白