

高等学校交流讲义

普通生物化学

PUTONG SHENGWU HUAXUE

下 册

北京大学
南京大学 生物化学教研组编

人 民 教 育 出 版 社

高等学校交流讲义



普通生物化学

PUTONG SHENGWU HUAXUE

下册

北京大学
南京大学 生物化学教研组编

人民教育出版社



本书主要取材于北京大学生物化学教研组在1959年编写的生物化学讲义和南京大学郑集编写的生物化学教科书,并由复旦大学、北京大学、南京大学等校代表参加修改和选编。全书约30万字,主要适用于综合性大学和高等师范院校的生物系各专业,作为基础课程教材。教学时数为60—80学时左右。

本书内容包括:绪论、糖类的化学、脂类的化学、蛋白质的化学、核酸的化学、酶、维生素、激素、抗生素、生物氧化、新陈代谢总论、消化与吸收、糖的代谢、脂类的代谢、蛋白质及核酸的代谢、能量代谢、无机盐及水的代谢等共十七章。

簡裝本說明

目前850×1168毫米規格紙張較少,本书暫以787×1092毫米規格紙張印刷,定价相应减少20%。希鑒諒。

普通生物化学

下 册

北京大学 生物化学教研组編
南京大学

人民教育出版社出版 高等学校教学用书編輯部
北京宣武門內承恩寺7号
(北京市书刊出版业营业許可証出字第2号)

上海市印刷四厂印裝
新华书店上海发行所发行
各地新华书店經售

統一書号 13010·988 开本 787×1092 1/32 印張 6.10/16
字數 157,000 印數 1—8,100 定价(5) 0.58

1961年8月第1版 1961年8月上表第1次印刷

下册目录

第十章 生物氧化	253
一、生物氧化的概念	253
二、生物氧化学說的发展	253
三、呼吸傳遞体	255
四、氧化还原酶类	262
五、氧化磷酸化	267
第十一章 新陈代謝总論	269
一、一般概念	269
二、新陈代謝与外界环境的关系	270
三、中間代謝的研究方法	271
第十二章 消化与吸收	279
一、消化、吸收的意义和目的	279
二、人类及高等动物的消化和吸收	279
三、植物机体的消化和吸收	297
第十三章 糖的代謝	300
一、糖类中間代謝的概念	300
二、人及动物体内糖的中間代謝	301
三、植物机体中的糖代謝	321
第十四章 脂类的代謝	328
一、脂类代謝概論	328
二、血脂	328
三、儲脂、組織脂与肝脂	329
四、机体内脂类的轉运	332
五、生物机体内脂肪的合成代謝	333
六、生物体中脂肪的分解代謝	335
七、磷脂的代謝	343
八、固醇的代謝	351

九、脂类代谢的调节	853
十、脂类代谢障碍症	854
第十五章 蛋白质及核酸的代谢	355
一、蛋白质代谢通论	355
二、氨基酸及蛋白质的生物合成	374
三、生物机体中蛋白质及氨基酸的分解	380
四、个别氨基酸的代谢	383
五、核酸的代谢	422
六、蛋白质代谢与糖、脂代谢的关系	429
第十六章 能量代谢	433
一、能量代谢的一般概念	433
二、能量代谢的测量法	436
三、基础代谢和影响基础代谢的一些因素	438
第十七章 无机盐及水的代谢	440
一、无机盐的代谢	440
二、水的代谢	449
附录 1. 普通生物化学复习题	453
附录 2. 化学名词代号	459

第十章 生物氧化

一、生物氧化的概念

生物机体在运动、維持体温和組織細胞的新生修补等活动中，不停地消耗能量。

能的基本来源是营养物质的氧化作用。机体內的有氧氧化和无氧氧化作用都属于生物氧化。

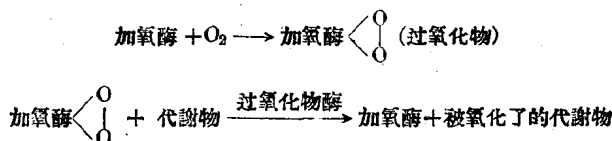
动物有机体从外界吸取 O_2 ，呼出 CO_2 ，叫做呼吸作用。这是細胞內生物氧化的外部表现，因此生物氧化也称为組織呼吸或細胞呼吸。

生物氧化与体外的燃燒不同。最主要的区别在于生物氧化是在活体細胞內有水的环境中进行的。当有机物质在空气中燃燒时，氧直接与有机化合物中的碳、氢等原子化合，并且一般在很短時間內完成，放出大量热能而温度驟然升高。代謝物质在組織中的氧化作用是在一系列酶、輔酶和中間傳遞体的作用下进行。代謝物质分子中的碳、氢等元素不是直接与氧化合，更不是全部的碳氢等元素一次全部与氧化合。这样不但可以逐步利用氧化放出的能量，也避免了温度的驟然升高。

二、生物氧化学說的发展

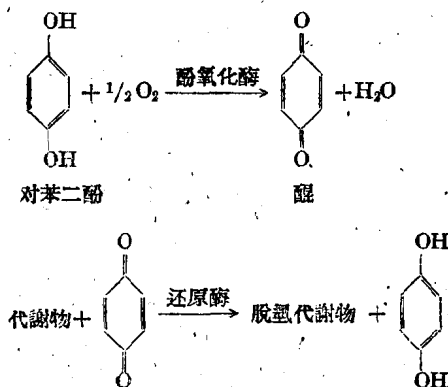
氧激活的概念是由申巴因 (Schönbein) 开始提出的。但是他并没有事实材料作根据。巴赫 (A. H. Bax) 在 1897 年詳細地研究了并发展了有机体内的氧激活作用。按照巴赫的学說，有机体内的过氧化物酶与加氧酶所构成的酶体系参加氧化作用。加氧酶

很容易与不活泼氧分子結合(使氧激活)而形成过氧化物。这个中間产物,在过氧化物酶的作用下,将氧傳遞給代謝物质。这样就使組織中的氧經過过氧化物而傳遞給被氧化的物质。巴赫学說又称为过氧化物学說,其内容可用下式表示:



后来瓦勃氏 (Warburg) 所发现的呼吸酶(細胞色素氧化酶)即为巴赫所說的加氧酶。此酶能把电子傳遞給分子氧,使氧激活。但是后来实验証明,用 NaON 抑制呼吸酶的活性后,細胞呼吸仍有小部分进行。可見呼吸酶的氧激活不是呼吸的唯一机制。

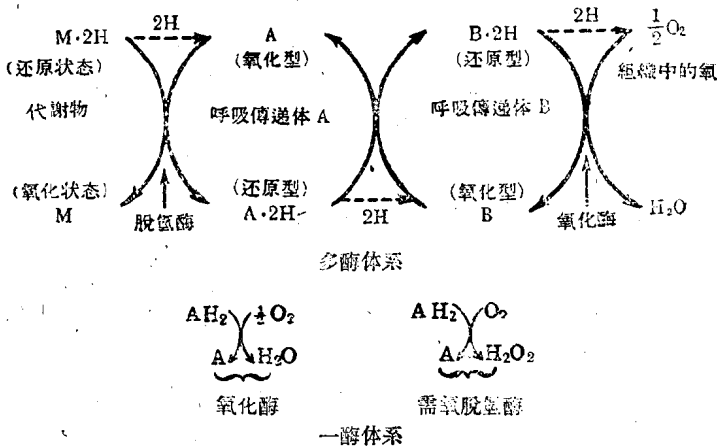
巴拉金 (В. Н. Пахадин) 的研究工作,使生物氧化学說有了更进一步的发展。早在 1908 年巴拉金即指出在生物氧化中起主要催化作用的酶并非氧化酶,而是广泛分布于植物体的色素元。在酶的作用中,氧可以氧化色素元使它变成带顏色的色素。色素又可被組織中各种代謝物所脫下的氢还原成无色的色素元。这种过程可表示如下:



巴拉金认为在植物呼吸中,空气中 O_2 的作用就是氧化色素元上的两个氢原子而生成水,色素元是中間遞氢体,而氧并不是直接与氧化的代謝物結合。在还原酶(現称脫氢酶)的影响下代謝物分子中氢被激活,发生脫氢作用,放出的氢与色素或其他受氢体結合。巴拉金的脫氢学說后来为維兰德 (Wieland) 所发展,成为組織呼吸的現代脫氢氧化学說的基础。

1925 年凱林 (Keilin) 发现多种細胞色素电子傳遞体。經過脫氢酶和脫氢輔酶,它們可以把代謝物中的电子接受过来,再經過細胞色素氧化酶把电子傳給分子氧。

以后有很多實驗資料都証明生物氧化过程中氧的激活和氢的激活各有其重要性,它們是生物氧化作用中的两个重要环节。生物氧化过程可以下列图解表示:



图中的呼吸傳遞体、脫氢酶、氧化酶和需氧脫氢酶等我們將在下面分別解釋和討論。

三、呼吸傳遞体

生物氧化中的呼吸傳遞体可以是遞氢体,也可以是遞电子体,

主要有三类：(1)吡啶核苷酸类(輔酶 I, 輔酶 II)；(2)黄素核苷酸类；(3)細胞色素。但是这三类傳遞体并不是生物体中仅有的傳遞体。有些資料証明还有其他氢傳遞体和电子傳遞体。

(一)吡啶核苷酸类 它們是脫氢酶的輔酶, 也叫做輔脫氢酶。二磷酸吡啶核苷酸 (DPN) 是輔酶 I。三磷酸吡啶核苷酸 (TPN) 是輔酶 II。它們都能起遞氢作用, 因为它們的分子中尼克酰胺能接受氢变成还原形式, 还原形式的尼克酰胺又可把氢递出变成氧化形式。氧化型輔酶和还原型輔酶的結構式如图 10-1 和图 10-2。

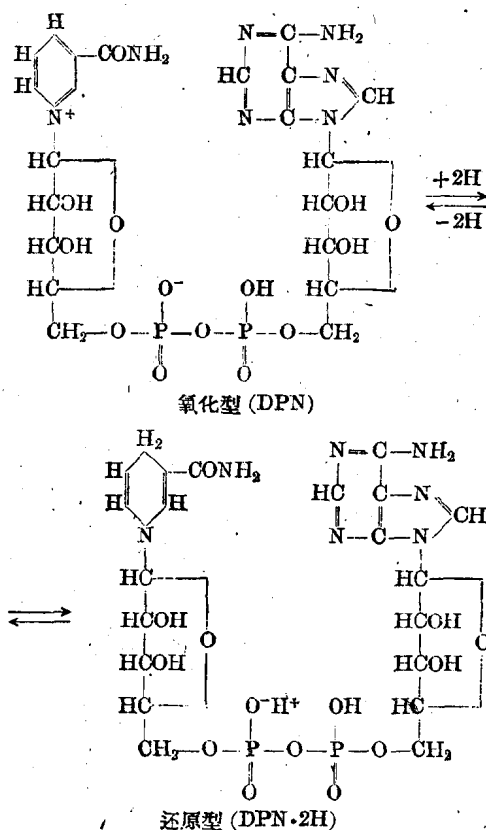


图 10-1. 輔酶 I: 尼克酰胺- β -核糖-磷酸-磷酸- β -核糖-腺嘌呤。

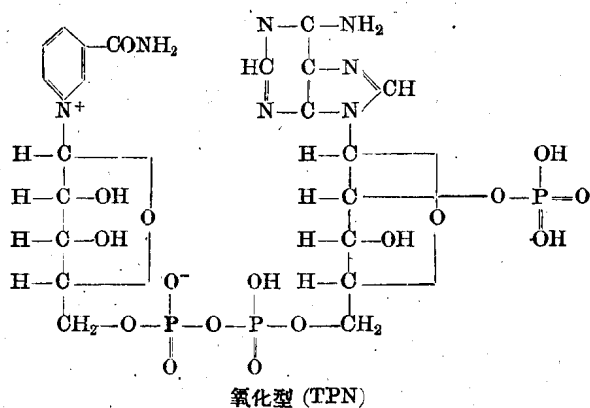


图 10-2. 輔酶 II: 尼克酰胺-*d*-核糖-磷酸-磷酸-*d*-核糖-腺嘌呤。

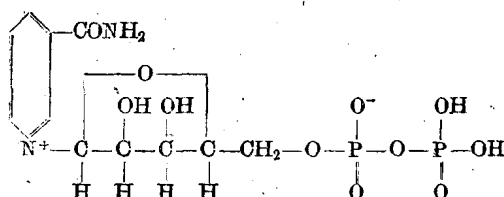
这两种形式的輔酶的性质不同,如表 10-1。

在脫氫酶的催化作用下,被作用物把氫傳遞給輔酶 I 或輔酶 II,此时輔酶是受氫體。在另外的酶作用下,可以再把氫傳遞給其他受氫體,此时还原状态的輔酶則为供氫體。現在我們还不知道有酶可以催化使还原型輔酶把氫直接交給分子氧。

表 10-1. 氧化型和还原型脫氫輔酶的一些性质

脫氫輔酶	吸 收 光 譜 (毫微米)		0.1N HCl 处理 (室溫)	0.1N NaOH 处理 (室溫)	水
	280	340			
氧化型	有	消失	稳定	迅速破坏	易 溶
还原型	有,稍弱	有	迅速破坏	稳定	易 溶

輔酶 I 和輔酶 II 以外,最近还发现輔酶 III。輔酶 III 是半胱氨酸亚磷酸脫氫酶的輔酶,可以从动物的心、腎等組織中提出。它是尼克酰胺核苷的焦磷酸酯,結構式如下:



(二) 黄素核苷酸类 黄素核苷酸类化合物在黄酶影响下可以传递氢原子。实际上黄素核苷酸是黄酶的辅基或辅酶。正如吡啶核苷酸类化合物是许多脱氢酶的辅酶一样。黄酶是由黄素核苷酸和黄酶酶蛋白部分结合生成的结合蛋白质, 虽经透析或加酸处理可以把黄素核苷酸和黄酶酶蛋白部分分离, 但它们和酶蛋白的结合, 一般地说, 还算牢固, 最近发现黄酶尚含有重金属 Fe、Mo、Cu、Mn 或铁卟啉等成分。那末, 黄素核苷酸又是黄酶的辅基部分的一部分。

可作为黄酶辅基的黄素核苷酸有以下两种: 磷酸核黄素(黄素单核苷酸 FMN) 和 黄素腺嘌呤二核苷酸 (FAD)。它们的结构如图 10-3 和图 10-4。它们的一些性质如表 10-2。

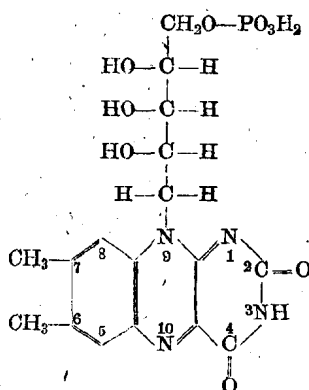


图 10-3. 磷酸核黄素: 6,7-二甲基异咯嗪-2-核醇-磷酸。

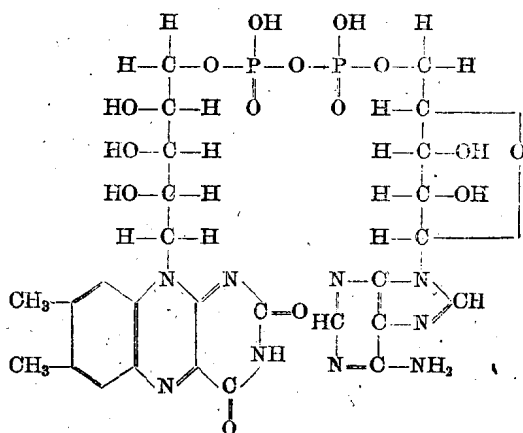
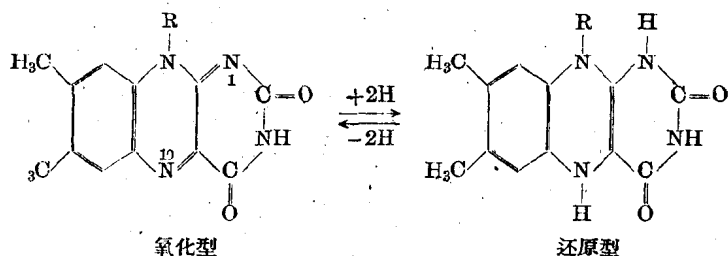


图 10-4. 黄素腺嘌呤二核苷酸: 6,7-二甲基异咯嗪-*d*-核醇-磷酸-磷酸-*d*-核糖-腺嘌呤。

表 10-2. 磷酸核黄素 (FMN) 和 黄素腺嘌呤二核苷酸 (FAD) 的一些性质

核黄素辅基		吸收光谱 (毫微米)	颜色	有机溶剂	酸碱处理	荧光
FMN		445; 375; 230	綠黄色	不溶	破坏	中性 pH 强, 黄色
FAD	氧化型	450; 375; 260	紅黄色	不溶	破坏	弱
	还原型	260	消失	不溶	破坏	

黄素核苷酸分子中受氢部分为异咯嗪基的杂环中的 N-1 和 N-10 两原子。一分子氧化型黄素核苷酸可接受两个氢原子变成还原型黄素核苷酸, 还原型黄素核苷酸可把氢递出重新变成氧化型化合物。傳遞氢原子的作用如下:



黄酶的辅基在酶蛋白部分的影响下可以接受由还原型辅酶 I (或辅酶 II) 或适合的代谢物分子上脱下来的氢, 再把氢原子直接传给氧而生成 H_2O_2 , 但速度很慢。在实验室中还可以用甲基蓝作为受氢体。在机体内, 细胞色素从还原型黄素核苷酸那里接受电子。原来属于还原型黄素核苷酸的氢原子失去电子后变成质子, 质子在溶液中自由存在。能够从还原型辅酶接受氢原子的黄酶举例如表 10-3。

表 10-3. 几种黄酶的辅基成分和催化性质

黄	酶	辅基	催化反应
辅酶 I-细胞色素 c 还原酶	FAD	辅酶 I 2H → 辅酶 I	
辅酶 II-细胞色素 c 还原酶	FMN	辅酶 II 2H → 辅酶 II	
Warburg 老黄酶(酵母)	FMN	辅酶 II 2H → 辅酶 II	
心肌黄酶	FAD	辅酶 I 2H → 辅酶 I	

(三) 细胞色素 细胞色素属于卟啉蛋白类, 其辅基为铁卟啉衍生物。细胞色素的辅基和蛋白部分的关系与黄素核苷酸与黄酶的酶蛋白的关系相似, 不过我们还不能把细胞色素的辅基和蛋白部分很好的分开。

在生物界, 细胞色素分布很广, 从微生物到高等动植物组织中都有发现, 在心肌中特别丰富。根据吸收光带的不同, 细胞色素分为 a、b、c 三种。细胞色素 a 又可分为 a 、 a_1 、 a_2 、 a_3 等; b 又可分为 b_2 、 b_5 (m), c 又可分为 c、 c_1 (e) 等。细胞色素 a_3 又称细胞色

素氧化酶。仅知細胞色素氧化酶和細胞色素c在生物氧化中占重要地位。細胞色素c为可溶性物质,已制成純品,其結構式可能如图 10-5。

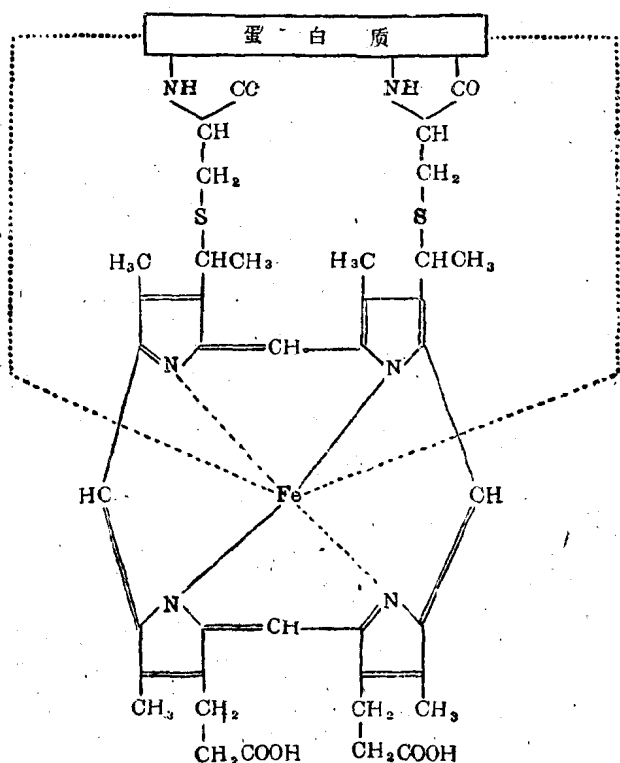
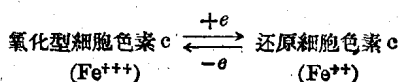


图 10-5. 細胞色素c的結構式。

与血紅蛋白不同,細胞色素c中輔基的鉄的6个配位鍵都被占据。因此,不能与 O_2 或 CO 結合,在細胞色素酶蛋白部分影响下,这个鉄却可以进行可逆的氧化还原反应。



細胞色素为极重要的电子傳遞体,是黃酶与分子氧之間的桥梁,它們可傳遞电子到分子氧,帶有負电荷的氧离子再与质子結合成水。应当注意,細胞色素体系包括有多个(至少两个)氧化还原的环节。

四、氧化还原酶类

(一)脫氫酶类 脫氫酶皆为結合蛋白质,可以催化代謝物的脫氫氧化。脫氫酶的輔基可以是結合很不稳固的吡啶核苷酸,可以是結合得比較稳固的黃素核苷酸或結合非常稳固的金属卟啉化合物。脫氫酶这一名詞应当包括酶蛋白及其輔基两部分,但是因为某些脫氫酶的輔基很容易脫落,时常单独存在,我們把这些酶的輔基称作輔酶,把它們的酶蛋白部分称为脫氫酶。因为輔酶有氧化与还原两种形式,可以通过反复的氧化与还原反应傳遞氫原子,我們又把这些輔酶叫做氫傳遞体。

黃酶的輔基为黃素核苷酸类化合物。黃素核苷酸类化合物是氫傳遞体,但是因为这些黃素核苷酸常与黃酶的酶蛋白部分結合在一起,有人就把黃酶称作氫傳遞体;这里的氫傳遞体包括酶蛋白部分在內。把黃素核苷酸类化合物称为氫傳遞体似乎更合理。

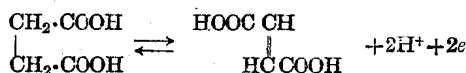
我們还不能很好地把細胞色素的蛋白质部分和它的輔基分开,虽然只有細胞色素的輔基部分直接参与电子傳遞,但是我們一般地把細胞色素全部,包括蛋白部分,称作电子傳遞体。

脫氫酶类可分为需氧脫氫酶与不需氧脫氫酶两大类。需氧脫氫酶可以催化代謝物,把它脫下来的氫交給氧,生成 H_2O_2 ; 这里氧是受氫体。細胞色素可以代替氧,作为受电子体。不需氧脫氫酶类可以催化代謝物脫氫,把它脫下来的氫交給它的輔酶。还原型輔酶不能把它的氫直接交給氧,而在适当情况下交給其他受氫体。在實驗室里,我們还常用氧化还原指示剂,如甲烯藍等作

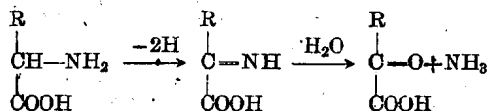
为脱氢酶的受氢体。下面我们简单地分别讨论这两类脱氢酶。

1. 需氧脱氢酶：需氧脱氢酶常不正确地被称为氧化酶，它们的辅基为黄素核苷酸类化合物。可脱去代谢物中氢原子，促进氢与氧结合产生 H_2O_2 。在无氧条件下，可利用甲烯蓝或其他物质作为受氢体。

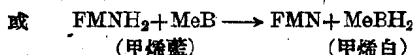
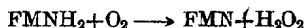
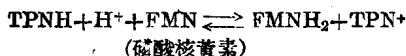
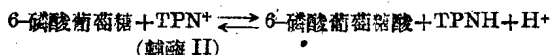
(1) 琥珀酸脱氢酶：可催化琥珀酸的脱氢，氧化生成延胡索酸。代谢物分子上脱落两个氢原子，为适合的受氢体所接受。



(2) 氨基酸氧化酶：可催化氨基酸脱氢氧化生成酮酸。代谢物先脱氢，再继续自发地水解。



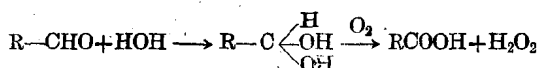
(3) 6-磷酸葡萄糖氧化酶：可催化 6-磷酸葡萄糖的脱氢氧化。



2. 不需氧脱氢酶：这类酶的辅基部分为辅酶 (I、II、III 三种)。一种辅酶可以与几种不同的酶蛋白配合作用。不需氧脱氢酶主要催化醛基、醇基 (第一醇和第二醇) 及 α -氨基的氧化。醛脱氢酶和 3-磷酸甘油醛脱氢酶是两个具体的例子。

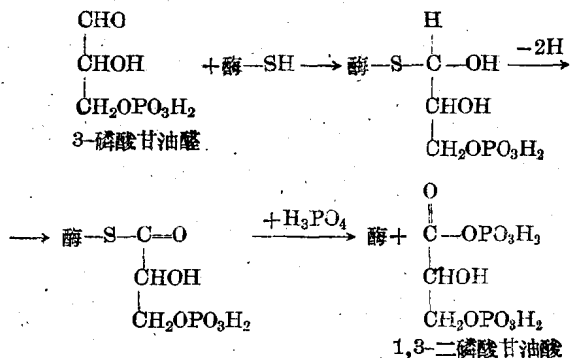
(1) 醛脱氢酶：可催化醛类与水加合成水化物，再脱去两个氢

原子生成酸类。

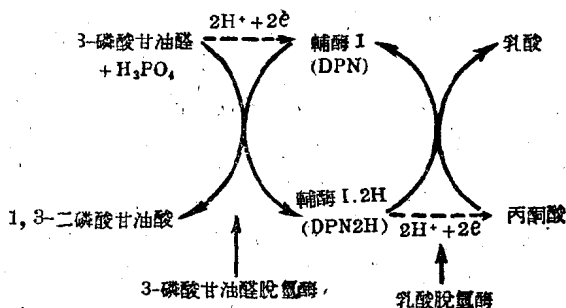


这里甲烯蓝可以代替氧作为受氢体。

(2) 3-磷酸甘油醛脱氢酶: 3-磷酸甘油醛先与酶的 SH 基形成中间加合化合物, 再脱去氢形成一个硫代酯, 然后进行磷酸化作用, 生成二磷酸化合物和酶。



由于有时多种脱氢酶可与同一种辅酶配合作用, 两种脱氢酶可借同一辅酶连系而进行氧化还原偶联反应。如下图所示:



其他需氧脱氢酶和不需氧脱氢酶的例子详见表 10-4 和表 10-5。