

普通高等教育药学类规划教材

生物化学

(供生物制药、微生物制药专业用)

王淑如 主编

中国医药科技出版社

普通高等教育药学类规划教材

生 物 化 学

(供微生物制药、生物制药专业用)

主编 王淑如 (中国药科大学)

主审 金以丰 (南京大学)

编者 王淑如

施慧笙 (沈阳药学院)

胡卓逸 (中国药科大学)

中 国 医 药 科 技 出 版 社

登记证号：(京)075号

内 容 提 要

本书系高等学校药学类微生物制药、生物制药专业用的教科书，全书突出制药类生物化学特点，全面讲述了糖类化学、脂类化学与生物膜、蛋白质化学、酶、维生素与辅酶、核酸化学、激素、糖代谢、生物氧化、脂类代谢、蛋白质降解和氨基酸代谢、核酸代谢、蛋白质的生物合成、物质代谢的相互关系、代谢调节控制与生物技术等方面的知识。

图书在版编目(CIP)数据

生物化学/王淑如主编--北京:中国医药科技出版社,1994.7(1996重印)
普通高等教育药学类规划教材
ISBN 7-5067-0829-9

I. 生… II. 王… III. 生物化学-高等教育:药学教育-教材 IV. Q5

中国版本图书馆 CIP 数据核字(96)第 07036 号

中国医药科技出版社 出版
(北京西直门外北礼士路甲 38 号)
(邮政编码 100810)

华云电子数据中心 照排
北京昌平精工印刷厂 印刷
新华书店北京发行所 发行

*

开本 787×1092mm^{1/16} 印张 28 插页 1
字数 647 千字 印数 1501—5500
1994 年 7 月第 1 版 1996 年 7 月第 2 次印刷

定价: 22.00 元

前　　言

本书系根据国家医药管理局的教材建设规划而编写的，着重介绍生物化学的基础知识和某些新成就。供普通高等学校“微生物制药”与“生物制药”专业作为教材使用，也适合“化学制药”专业使用及药学其他专业生物化学教师参考。

我们在编写过程中注意到以基础知识为主体，适当反映本学科发展的新动向、新进展，如生物技术近年倍受各方重视，则作为基本知识加以介绍。在编写次序上既注意层次分明，又注意知识的连贯性和整体性。在语言上力求简明通顺、语言流畅，并多加插图以利学生理解，便于阅读。本书适用于 90 学时的课堂教学，制药类各专业根据各自专业的要求和教学时数酌情选择。

全书共计 14 章，由中国药科大学王淑如、胡卓逸及沈阳药学院施慧笙等 3 人编写，王淑如担任主编。各编写人员所负责编写的章节均在章后加以注明。南京大学生物化学系金以丰教授对全书作了认真的评审并提出了中肯及宝贵的意见，特此致谢。限于编者水平，缺点和错误在所难免，敬请读者批评指正。

编者

1992 年 9 月

目 录

绪论	1
第一章 糖类化学	3
第一节 概述.....	3
一、糖的概念、分布及重要功能.....	3
二、糖的分类.....	3
第二节 单糖.....	3
一、单糖的结构.....	3
二、单糖的重要化学反应.....	7
三、单糖的分析.....	9
第三节 寡糖	10
一、二糖	10
二、三糖	11
第四节 多糖	11
一、重要多糖的化学结构与生理功用	11
二、多糖的提取、分离和精制的原理	17
三、多糖结构分析的基本原理	19
第二章 脂类化学与生物膜	22
第一节 脂类的概念、生理功用及分类	22
第二节 重要脂类的化学	22
一、脂酰(基)甘油	22
二、磷脂	24
三、固醇(甾醇)类	26
四、糖脂	28
五、蜡	29
第三节 生物膜	29
一、生物膜的化学组成	29
二、生物膜的结构	33
三、生物膜的功能	35
第三章 蛋白质的化学	39
第一节 概论	39
一、蛋白质在生命活动中的重要性	39
二、蛋白质的分类	40
第二节 蛋白质的化学组成	41
一、蛋白质的元素组成	41
二、蛋白质的组成单位——氨基酸	41

第三节 蛋白质的结构	52
一、蛋白质分子的一级结构	53
二、蛋白质的构象	64
第四节 蛋白质的结构与功能	70
一、蛋白质一级结构与功能的关系	70
二、蛋白质构象与功能的关系	71
三、蛋白质的结构与生物进化	73
第五节 蛋白质的重要性质	73
一、蛋白质的胶体性质	74
二、蛋白质的两性解离与等电点	74
三、蛋白质的变性	75
四、蛋白质的沉淀反应	76
五、蛋白质的颜色反应	77
六、蛋白质的免疫学性质	77
第六节 蛋白质的分离、纯化与鉴定的基本原理	81
一、蛋白质的提取	81
二、蛋白质的分离和纯化	81
三、蛋白质的分析鉴定	88
第四章 酶	92
第一节 酶的概念	92
一、酶是生物催化剂	92
二、酶的催化特性	92
第二节 酶的命名与分类	95
一、习惯命名法	95
二、国际系统命名法	95
三、国际系统分类法及编号	95
第三节 酶的结构与功能	97
一、酶的化学本质及其组成	97
二、酶分子结构与功能	99
第四节 酶作用机制	103
一、酶的催化作用与活化能	103
二、中间产物学说和酶作用的过渡态	104
三、决定酶作用高效率的机制	105
四、溶菌酶的作用机制	108
第五节 酶促反应的动力学	110
一、底物浓度对酶反应速度的影响	110
二、pH 的影响与最适 pH	114
三、温度的影响与最适温度	115
四、酶浓度的影响	116

五、激活剂的影响.....	116
六、抑制剂的影响.....	116
第六节 酶活力的测定.....	126
一、酶活力单位.....	127
二、酶的比活力.....	127
三、酶活性中心转换数.....	127
四、常用的酶活力测定方法原理.....	128
第七节 多酶系、同工酶、寡聚酶、诱导酶和调节酶.....	128
一、多酶系.....	128
二、同工酶.....	129
三、寡聚酶.....	130
四、诱导酶.....	131
五、调节酶.....	131
第八节 酶分离纯化及纯度分析的原理.....	133
一、酶的抽提.....	134
二、酶的纯化.....	134
三、酶的纯度分析.....	135
第九节 酶在医药学上的应用.....	136
一、酶在疾病诊断上的应用.....	136
二、酶在治疗上的应用.....	137
三、酶在制药工业上的应用.....	137
四、固定化酶及其在医药上的应用.....	139
第五章 维生素与辅酶.....	142
第一节 维生素的概念与分类.....	142
一、维生素的概念.....	142
二、维生素的命名与分类.....	142
第二节 脂溶性维生素.....	142
一、维生素 A	142
二、维生素 D	143
三、维生素 E	144
四、维生素 K	145
第三节 水溶性维生素.....	147
一、维生素 B ₁ 和焦磷酸硫胺素	147
二、维生素 B ₂ 和黄素辅酶	148
三、维生素 PP 和辅酶 I 、辅酶 II	149
四、维生素 B ₆ 和磷酸吡哆醛	151
五、泛酸和辅酶 A	152
六、生物素.....	152
七、叶酸和辅酶 F	153

八、维生素B ₁₂ 和辅酶B ₁₂	154
九、维生素C	155
第六章 核酸化学.....	158
第一节 核酸的概念与重要性.....	158
第二节 核苷酸.....	158
一、核苷酸的结构.....	159
二、核苷酸的性质.....	163
三、生物体内重要的核苷酸衍生物.....	166
第三节 核酸的结构.....	169
一、DNA的结构	169
二、RNA的结构	176
三、核酸中核苷酸顺序的测定.....	184
第四节 核酸的理化性质.....	191
一、核酸分子的大小.....	191
二、核酸的溶解度与粘度.....	192
三、核酸的酸碱性质.....	192
四、核酸的紫外吸收.....	193
五、核酸的变性、复性和杂交.....	193
第五节 核酸的提取、分离与含量测定的原理.....	196
一、核酸的提取和分离.....	196
二、核酸含量测定的原理.....	198
第七章 激素.....	201
第一节 激素的概念.....	201
第二节 人体和脊椎动物主要激素的化学及生理功能.....	201
一、氨基酸衍生物类激素.....	201
二、肽与蛋白质类激素.....	202
三、甾体(类固醇)类激素.....	207
四、脂肪酸衍生物类激素——前列腺素.....	210
第三节 激素作用的机理.....	214
第八章 糖代谢.....	223
第一节 新陈代谢的概念.....	223
第二节 糖的消化、吸收与转运.....	223
一、糖的消化.....	223
二、糖的吸收与转运.....	224
第三节 糖的分解代谢.....	224
一、糖的无氧分解.....	225
二、糖的有氧分解.....	232
三、磷酸戊糖通路.....	240
四、丙酮酸的其他代谢途径.....	244

五、乙醛酸循环	247
六、ED 途径	248
第四节 其他单糖的代谢	249
一、果糖的代谢	249
二、半乳糖的代谢	249
三、甘露糖的代谢	250
第五节 糖原的合成与分解	251
一、糖原的合成代谢	251
二、糖原分解作用	256
三、糖原合成与分解的调节	256
四、糖异生作用的调节	259
第六节 血糖及其调节	259
一、血糖的来源	259
二、血糖的去路	259
三、激素的调节作用	260
四、糖代谢紊乱——糖尿	261
第九章 生物氧化	263
第一节 生物化的概念	263
一、生物氧化的意义	263
二、生物氧化的特点	263
第二节 生物氧化中二氧化碳的生成	263
一、直接脱羧基作用	263
二、氧化脱羧基作用	264
第三节 线粒体氧化体系	264
一、呼吸链的概念	264
二、呼吸链的组成成分和作用	265
三、呼吸链中各组分的顺序	270
第四节 非线粒体氧化体系	273
一、微粒体氧化体系（加氧体系）	273
二、过氧化体氧化体系	275
三、某些细菌的生物氧化体系	276
第五节 生物氧化和能量代谢	277
一、高能化合物和高能磷酸化合物	277
二、ATP 的形成	278
三、氧化还原电位与自由能变化	279
四、呼吸链中 ATP 形成的部位	282
五、氧化磷酸化作用的抑制	283
六、ATP 的生理功能	283
第六节 氧化磷酸化的作用机理	284

一、线粒体的结构	284
二、氧化磷酸化的作用机理	286
第十章 脂类代谢	288
第一节 脂类的消化与吸收	288
一、脂肪的消化与吸收	288
二、类脂的消化与吸收	289
第二节 脂类在体内的贮存、动用和运输	291
一、脂类在体内的贮存和动用	291
二、脂类在体内的运输和血浆脂蛋白	292
第三节 脂肪的代谢	294
一、脂肪的分解代谢	294
二、脂肪的合成代谢	303
第四节 磷脂的代谢	308
一、磷脂的分解	308
二、磷脂的生物合成	308
第五节 胆固醇的代谢	311
一、胆固醇的生物合成	311
二、胆固醇的转化	313
三、胆固醇的排泄	313
第六节 脂类代谢的调节及紊乱	314
一、脂类代谢的调节	314
二、脂类代谢的紊乱	315
第十一章 蛋白质降解和氨基酸代谢	318
第一节 蛋白质的营养作用	318
一、氮平衡	318
二、必需氨基酸与非必需氨基酸	319
三、蛋白质的营养价值	319
第二节 蛋白质的消化吸收	319
一、蛋白质的消化	319
二、氨基酸的吸收	320
第三节 氨基酸代谢的共同途径	321
一、氨基酸的代谢概况	321
二、氨基酸的脱氨基作用	321
三、氨的代谢	327
四、 α -酮酸的代谢	330
五、氨基酸的脱羧基作用	331
第四节 个别氨基酸的代谢	333
一、氨基酸与一碳基团代谢	333
二、半胱氨酸与胱氨酸的代谢	337

三、苯丙氨酸和酪氨酸的代谢	339
四、色氨酸代谢	340
第五节 氨基酸的生物合成	343
一、由 α -酮酸还原氨基化合而成氨基酸	343
二、 α -酮酸经转氨基作用合成氨基酸	344
三、氨基酸相互转化	345
四、氨基酸生物合成的其他方式	350
第六节 植物和微生物的特殊氮代谢	356
一、硝酸盐和亚硝酸盐的利用	356
二、生物固氮作用	356
第十二章 核酸代谢	359
第一节 核酸的分解代谢	359
一、核酸的降解	359
二、单核苷酸的分解代谢	362
三、嘌呤的分解代谢	362
四、嘧啶的分解代谢	364
第二节 核酸的合成代谢	366
一、核苷酸的生物合成	366
二、DNA 的生物合成	375
三、RNA 的生物合成	386
四、核酸生物合成的抑制剂	392
第十三章 蛋白质的生物合成	398
第一节 蛋白质生物合成与遗传信息的传递	398
一、核酸是遗传信息的载体	398
二、遗传信息传递的中心法则	398
第二节 RNA 在蛋白质生物合成中的作用	399
一、mRNA 的功能与密码	399
二、tRNA 的功能	401
三、rRNA 与核蛋白体	403
第三节 蛋白质生物合成过程	403
一、氨基酸的活化与转运	403
二、肽链合成的起始	404
三、肽链的延长	406
四、肽链合成终止	407
五、多聚核蛋白体	409
六、原核细胞与真核细胞蛋白质合成的区别	409
七、多肽链合成后的加工处理	411
八、蛋白质生物合成的调节及影响蛋白质合成的抗生素	411
第四节 基因突变的分子基础	413

一、基因突变的分子基础	413
二、基因突变与疾病	416
第五节 基因重组与基因工程	417
一、基因重组的概念	417
二、基因工程	418
第十四章 物质代谢的相互关系、代谢调节控制与生物技术简介	421
第一节 物质代谢的相互关系	421
第二节 代谢调节	423
一、细胞水平的调节作用	423
二、激素和神经系统的调节	428
第三节 代谢调节与微生物发酵	428
一、降低最终产物的浓度	428
二、抗代谢产物类似物变异株的应用	429
第四节 生物技术的基本概念及其在医药方面的应用	429
一、生物技术的概念及重要意义	429
二、生物技术的主要内容	430
三、生物技术在医药方面的主要应用	434
主要参考书	435

绪 论

一、生物化学的涵义及研究对象

生物化学就是生命的化学，是利用化学的理论和方法来研究生命现象、阐明生命现象化学本质的学科。它的研究范围大致包括下列 3 个方面：

(1) 阐述组成生物机体基本物质（如糖类、脂类、蛋白质、核酸等）的化学组成、结构和性质，以及它们在体内的分布。

(2) 研究生物体基本物质在体内的化学变化，各种物质在变化中的相互关系，以及物质变化过程中能量的转变，也就是研究生物的基本生命特征——新陈代谢。

(3) 研究生命物质在生命活动过程中的作用，亦即这些物质在复杂的生命现象如生长、发育、运动、遗传、变异等之间的关系。

按照上述 3 个方面的问题，过去人们常把第一方面内容称为静态生物化学 (static biochemistry)，第二方面内容称为动态生物化学 (dynamic biochemistry)，第三方面内容称机能生物化学 (functional biochemistry)。

从研究对象分类，生物化学可分为动物生物化学、植物生物化学等。如果研究对象不限于动物或植物，而是一般生物，则称普通生物化学。但随着生物化学的发展，它所包括的领域不断扩大。考虑到学科分化，它又可分为无机生物化学、有机生物化学、生理生物化学、临床生物化学等。

二、生物化学在医药卫生及工业生产中的重要意义

生物化学是一门比较年轻的科学，直到 1903 年才引用“生物化学”这个名称而成为一门独立的学科。但是在近六七十年以来，它的发展非常迅速，主要由于生物化学是一门与生产实践密切相关的学科。它的发展对于促进工农业生产、医药卫生和国防事业有着密切的关系。

从医学方面来讲，代谢过程的异常必将表现为疾病，例如糖尿病就是由于胰岛素缺乏而引起糖代谢障碍，可用胰岛素治疗。此外，从血、尿及其他体液的分析来了解人体物质代谢情况，有助于疾病的诊断。所以生物化学与疾病的病因、发病机制、诊断和治疗有极为密切的关系。

从药学方面来讲，近代药理学着重研究药物在体内的代谢转化以及在分子水平上探讨药物分子如何与生物大分子相互作用的机理，从生物化学的角度阐明药理作用，有助于设计有效的药物。

生化药物是一类具有治疗作用的生化物质。临床常用的生化药物有多种，包括氨基酸、蛋白质、核酸及其降解物、维生素和激素、糖和脂类等。近年来这方面发展很快，是与生物化学的理论研究分不开的。

微生物的新陈代谢活动是发酵工业的基础。乙醇是酵母菌的代谢产物。氨基酸、酶、抗生素也都可以通过微生物发酵生产。发酵产物的提炼和分离也必须依赖生物化学的知识。此外，研究微生物代谢过程对于选育高产优质的菌株具有指导意义，例如研究微生物合成赖氨酸、甲硫氨酸等代谢过程指导了高产赖氨酸菌株的选育工作。

生物化学在工业上的应用日趋广泛。例如食品工业、发酵工业、制药工业等都与生物化学有着密切的关系。生物化学研究不但为这些工业的生产过程建立了科学基础，并为其技术改造创造了条件。

三、生物化学的发展

生物化学和其他自然科学一样，它的发生和发展都是由生产实践和科学试验所决定的，随着生产和科学的需要而向前推进。我们的祖先很早就知道酿酒、做酱、制醋等。这些至今都是发酵酿造工业的一部分，是利用生物体的特殊催化剂——酶作用的结果。由此可见，我国古代劳动人民在实践中积累了丰富的生物化学知识。

在欧洲，17、18世纪工业的发达对生物化学的发展起了推动作用。18世纪中叶，法国化学家拉瓦锡（AL Lavoisier）阐明了机体呼吸的化学本质；19世纪初，魏勒（F Wöhler）用人工方法由氰酸铵合成尿素；20世纪初，费歇（Fischer）人工合成18个氨基酸组成的多肽等，这一系列的工作和发现，奠定了生物化学的基础。

生物化学作为一门独立的学科，它的发展大体分三个阶段：本世纪以前，主要是对生物机体组成物质的性质、成分及含量的研究，称为“静态生物化学”阶段。本世纪初，由于对酶、激素和维生素等活性物质的研究，发现它们在体内代谢中发挥着重要作用，此时侧重研究体内有机物质的代谢变化，这个阶段称为“动态生物化学”阶段。此后由于其他生物科学的进展，生物化学的研究遂在动态生物化学的基础上，进而结合生理机能研究生物体内的化学变化，这一时期称为“机能生物化学”阶段。当然这三个阶段是互相衔接密切联系的。如果没有对生物体物质组成的了解，物质代谢的研究就无从着手。如果没有物质代谢的知识，机能生物化学也就难于发展。因此，只有深入地对这三方面进行综合系统研究，才能对生命现象和本质有彻底的了解。

20世纪50年代以后，生物化学进入了以生物大分子的结构与功能为核心的分子生物学时期，这期间的研究集中在蛋白质、酶和核酸等生物大分子上。从将某些生物大分子提纯、制成晶体，确定化学组成、序列、空间结构，进而人工模拟、人工合成、活性测定和晶体结构分析，使生命起源研究进入新的发展时期。由于在蛋白质、核酸、酶及代谢等理论方面的成就及其应用，使生物工程或生物高技术在80年代崛起。生物工程学的发展，使人们有可能超越生物种间、属间或更远亲缘关系的屏障而进行远缘杂交、定向改造和建立新的生物品种或新的生物机能。生物工程，特别是基因工程、酶工程等的发展速度在很大程度上取决于生物化学的理论和技术的发展速度。故而生物化学的发展与生物技术是相互推动前进的，二者不能分隔与偏废。

生物化学研究在我国开展较晚，本世纪20年代，我国生物化学家在营养学、血液分析、免疫化学、蛋白质变性等方面做了相当的工作。近年来，我国生物化学家最出色的研究成果是1965年结晶牛胰岛素的人工合成，这是人类首次合成了具有生物活性的蛋白质。1983年又人工合成了具有生物活性的酵母丙氨酸转移核糖核酸。此外，我国生物化学家在酶的作用机理、血红蛋白变异、生物膜结构功能等方面都做出了国际水平的研究成果。

当今，生物化学仍然存在着一些未知领域，例如癌、病毒、人体自身免疫等方面的问题，生物行为有什么规律，其分子的基础是什么？总之，生物化学还处在发展之中。因此，我国学者尚需在发展中的生物化学领域里，在理论与实践方面做出应有的贡献。

（王淑如）

第一章 糖类化学

第一节 概述

一、糖的概念、分布及重要功能

糖类又称碳水化合物，是一类多羟醛或多羟酮及其缩合物和衍生物的总称。糖类广布于动植物体中，从细菌到高等动物都含糖类物质。动物血液含葡萄糖，肝脏、肌肉含有糖原。植物体含糖最多，如根茎中的纤维素，种子及块茎中的淀粉，水果中的葡萄糖和果糖等。糖类含量约占植物体干重的80%。

糖类的主要生理功能是供给能量，人及动物所需能量主要靠食物中的糖类（尤其是淀粉）供给。食草动物和某些微生物能利用纤维素作能源。糖类尚具有结构功用，植物的茎杆主要成分纤维素是起支持作用的结构物质。人及动物细胞间质当中的粘多糖也是结构物质。此外，糖类与蛋白质或脂类的结合物在机体内有着特殊的生物学功能，如人的血型物质具有糖结构的决定簇，肿瘤细胞特有的抗原决定簇主要也是糖，高等动物血液循环中糖蛋白的存活时间受其糖链结构的控制，淋巴细胞和血细胞从循环中清除的时间与其细胞表面的糖密切相关，这些均说明糖复合物中糖基的生物学功能。

二、糖的分类

根据含糖单位的数目而分成下列几类：

(1) 单糖 是糖类中最简单的一种，不能再水解为更简单的糖。重要的有丙糖、戊糖和己糖。

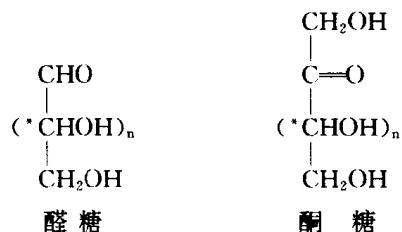
(2) 寡糖 由单糖缩合而成的短链结构(一般含2~6个单糖分子)。二糖是寡糖中最普通的一类，重要的二糖有蔗糖、麦芽糖和乳糖。

(3) 多糖 由许多单糖分子缩合而成的长链结构。如多糖是由相同的单糖缩合而成就称均一多糖或同聚多糖，如淀粉、糖原等。若多糖由不同的单糖和单糖衍生物缩合而成，则称为不均一多糖或杂聚多糖，如动物中的粘多糖类。

第二节 单糖

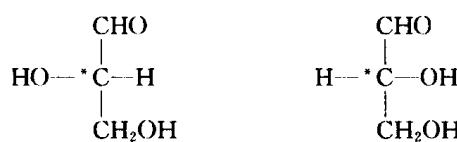
一、单糖的结构

单糖(monosaccharide)是多羟醛或多羟酮。凡含有醛基的叫醛糖(aldehyde)。凡含有酮基的叫酮糖。根据所含碳原子的多少，单糖又分为三碳糖(丙糖)、四碳糖(丁糖)、五碳糖(戊糖)、六碳糖(己糖)等，自然界重要的单糖是戊糖及己糖。单糖的结构可用通式表示如下：



由通式可见醛糖及酮糖皆含有不对称碳原子（以 $\cdot \text{C}$ 表示），所以大多数单糖均具有旋光性。所有单糖均分属于两类不同的构型即D型与L型。凡是由D-甘油醛衍生来的单糖皆为D型糖，由L-甘油醛衍生来的单糖皆为L型糖。所谓D及L符号仅表示各单糖在构型上与D-甘油醛或L-甘油醛的构型关系，与其旋光性无关。如要表示旋光性通常用d或(+)表示右旋性，l或(-)表示左旋性。

甘油醛的D或L型最初是随意规定的。甘油醛分子中有一个不对称碳原子（以 $\cdot \text{C}$ 表示）：

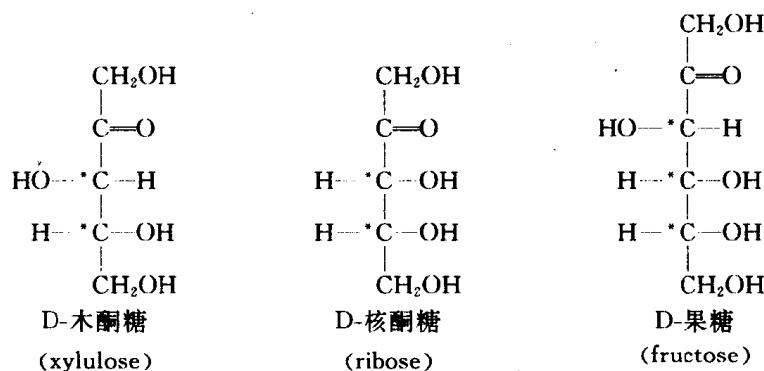


该不对称碳原子上的H和OH有两种可能排列法，即OH可在不对称碳原子的左边，也可在其右边，因而可形成两种对映异构体。为了加以区别和方便研究，人为地规定凡OH在不对称碳原子（指与 CH_2OH 邻近的不对称碳原子）的右边称为D型，在左边者称L型。

四碳糖有2个不对称碳原子，因此有4个(2^2)对映异构体。五碳糖有3个不对称碳原子，故有8个(2^3)异构体。六碳糖有4个不对称碳原子，所以有16个(2^4)异构体。兹将由D-甘油醛衍生的 $\text{C}_4\text{--C}_6$ 单糖表示如图1-1。

同样从L-甘油醛亦能衍生出同样数目的L型单糖，即与上述D型单糖互为对映异构体。在这些异构体中，以D葡萄糖、D半乳糖和D甘露糖较为重要，它们广泛存在于自然界。

以上讨论的是醛糖的旋光异构现象，酮糖也具有同样的旋光异构现象。自然界中重要的酮糖有下列几种：



从实验得知单糖的开链结构不能解释单糖的某些性质，1893年E. Fischer提出单糖不仅有链状结构还有环状结构。现以葡萄糖为例来说明其环状形式及成环方式（图1-2）：

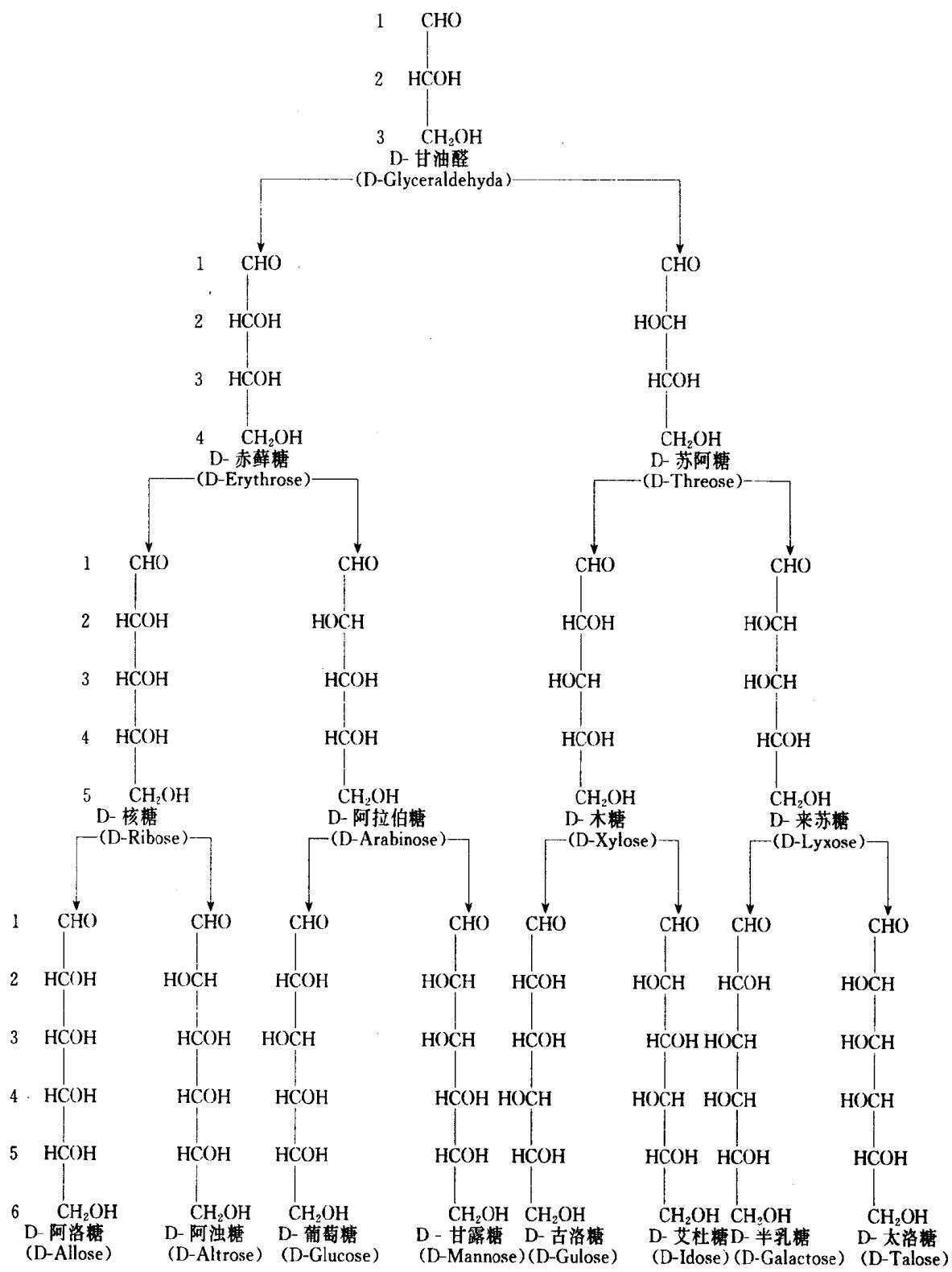


图 1-1 D-甘油醛衍生物 C₄—C₆ 单糖