

部 編 大 學 用 書

生物化學概論

余 傳 韜 主 編
蘇 仲 卿

國 立 編 譯 館 出 版
正 中 書 局 印 行

耶魯大學叢書

生物化學概論

蕭 宗 光 著
蕭 宗 光 譯

國立編譯館出版
正中書局發行

Q5
148

部 編 大 學 用 書

生 物 化 學 概 論

余 傳 韜
蘇 仲 卿 主 編

國 立 編 譯 館 出 版
正 中 書 局 印 行

版權所有



翻印必究

中華民國七十五年十月臺初版

大學
用書

生物化學概論

全一冊 基本定價 八元九角

(外埠酌加運費滙費)

出版者 國立編譯館

主編者 余蘇 傅仲 韜卿

發行人 黃肇珩

發行印刷 正中書局

新聞局出版事業登記證 局版臺業字第〇一九九號(7952)

分類號碼: 360.25 (1000) 詳

正中書局

CHENG CHUNG BOOK COMPANY

地址: 中華民國臺灣臺北市衡陽路二十號
Address: 20 Heng Yang Road Taipei, Taiwan, Republic of China
經理室電話: 3821145 編審部電話: 3821147
業務部電話: 3821153 門市部電話: 3822214
郵政劃撥: 九九一四號

海外總經銷

OVERSEAS AGENCIES

香港總經銷: 萬成圖書公司

總辦事處: 香港九龍油麻地北海街七號
電話: 3-886172-4

日本總經銷: 海風書店

地址: 東京都千代田區神田神保町一丁目五六番地
電話: 291-4345

東海書店

地址: 京都市左京區田中門前町九八番地
電話: 791-6592

泰國總經銷: 萬成圖書公司

地址: 泰國曼谷耀華力路233號

美國總經銷: 華強圖書公司

Address: 41 Division St., New York, N.Y. 10002 U.S.A.

歐洲總經銷: 英華圖書公司

Address: 14 Gerrard Street London W.1, England

加拿大總經銷: 萬華圖書公司

Address: China Court, Suite 212, 208 Spadina Avenue Toronto
Ontario, CANADA M5T 2C2

生物化學概論

余傳韜，蘇仲卿著 民國 75 年 臺北市

正中書局印行

〔3〕、964面：圖；21公分

部編大學用書

附錄：1.DNA的重組和純系化；2.中英名詞對照表

1.生物化學 I.余傳韜著 II.蘇仲卿著

361.4

8554

序

民國六十年承國立編譯館館長劉拓先生之囑編生物化學一書。時筆者任教於美國，乃請臺大教授蘇仲卿先生共同主持，並邀請葉雲旗博士、李建中博士、廖大修博士、林信南博士、戴芳政博士、李秀吉博士、俞長安博士、張達民博士、蔡珊瑚博士等共襄盛舉，各撰寫一或多章。並由蘇仲卿教授及筆者校讀，各負責全書一半，於民國六十四年完成。時參與編寫之同仁，對本書均寄望甚高，以其內容較新穎，其文筆較通暢也。

本書交稿後一年，筆者邀蘇仲卿教授同赴國立編譯館，探詢印刷出版事項，承告已交書局。其後每隔一、二年，必再探詢一次。至三年前始聞將由正中書局出版，並即送來校稿。經由蘇仲卿教授校對，且略作部分之修正，並由蔡珊瑚教授補述遺傳工程一章為附錄，然本書之出版既在交稿後十年餘，實應再予全部修訂，茲略述本書編寫緣起，是為序。

余 傳 韜 謹 識

中華民國七十五年八月

目 次

導言 生物之分子規律.....	1
第一篇 組成細胞之化學分子.....	9
第一章 緒言：生物分子對環境之適應與進化.....	9
第二章 蛋白質之組成分子及一級構造.....	37
第三章 蛋白質之二三級構造及性質.....	91
第四章 酶 (Enzymes)	129
第五章 脂肪 (Lipids)	165
第六章 醣類.....	203
第七章 核苷酸及聚核苷酸.....	229
第二篇 生命能量之產生	261
第八章 生命能量之來源與 ATP 之循環.....	261
第九章 醣類之無氧酸酵（解醣作用）.....	291
第十章 醣之氧化.....	329
第十一章 脂質之氧化.....	383
第十二章 胺基酸之代謝利用.....	411
第十三章 電子傳遞與氧化磷酸化作用.....	447
第十四章 光合作用與 ATP 之產生.....	495
第三篇 生物分子之合成與 ATP 之運用	535
第十五章 醣類的合成.....	535

(2) 生物化學概論

第十六章	脂質的合成	577
第十七章	胺基酸之合成	615
第十八章	核苷酸之合成	655
第四篇	繁殖與遺傳特徵之表現	685
第十九章	DNA 及染色體之結構	685
第二十章	DNA 的複製及轉錄	721
第二十一章	核糖體和蛋白質合成	759
第二十二章	遺傳之密碼	791
第二十三章	蛋白質合成之調節	815
第二十四章	生物進化之分子基礎	849
附錄一	DNA 的重組和純系化	881
附錄二	中英名詞對照表	893

導言 生物之分子規律

生命是由無生命之分子所組合成的，對這些無生命分子之了解，是對生命了解的第一步。當我們將生命中這些無生命分子詳細分析時，我們發現它們完全符合於自然界中所有的物理與化學規律，但是由這些無生命的分子所組成的生物個體，卻有其獨有的特徵，這些特徵並非一些無生命的分子放在一起就可以得到的。生物化學研究的範圍，不僅限於對於組成生物個體之全部無生命分子的研討，而更包括由無生命分子所組成的生物個體的特徵，我們甚至於可以這樣說：對生命特徵的了解，是生物化學研究的最後目標。

一、生命之特徵

(一) 生物界最大的特徵之一是其複雜及有組織。在高級動植物中，這種複雜及組織性是很顯然的，但是即令在最簡單的單細胞生物中，也是極其複雜及有組織，與這種複雜及組織相關的另外一點，是生物界中的種類繁多。這種複雜、有組織及種類繁多都是無機界之所沒有的。無機界中，例如泥土、岩石及海洋都是極簡單的一些化合物混在一起，比起有生界來可以說是只有極少的組織。

(二) 生物組成的每一部分都有其特殊的功能，例如細胞核、細胞膜等。其實我們還可以更進一步來說，細胞內之每一化學分子都有其特殊的功能，例如脂、醣及蛋白質等。

(三) 生物可由其個體之外取得能量，將其轉變為己身可利用之型

2 生物化學概論

式，以造成及維持其複雜之組織結構，動物界更可利用這些能量作有目的之工作。無機界中不但不採取外界能量來維護其組織，相反地，無機界常可吸取外界能量如熱及光等來破壞其本身組織，臺灣西部衆多的風化岩土便是一例。

(四) 生物可以繁殖，下一代保留有上一代的特徵，繁殖力可說是與生命同在。

二、生物化學與生命之特徵

現在我們要問：既然生命是由許多無生命之分子所組成，為何有生命之物與無生命之物有以上所說之不同？為何生命比其所組成分子之總和要有許多額外的特性？中古時代的哲學家或者說這是因為生命中有一種神祕超物質的力量。由生物化學之研究結果，我們知道生命特徵之由來，是由於其組成分子之相互作用及影響之結果，生物化學研究之最終目的，就是要知道組成生命之許多無機分子，如何互相影響及作用以造成生命、維持生命及繁殖生命。

既然生命是由許多化學分子之相互作用而造成，我們可以說生物學即化學，這並不是說生物學應該劃為化學之一部門，如有機化學、無機化學及理論化學等。實則生物化學包含了同時也超越了傳統的化學領域。組成生物之化學分子一方面嚴守無生界物理與化學之規律，另一方面又依據有生界之一套規律互相影響及作用，這一套有生界之規律可以總稱為「生物之分子規律」。生物之分子規律規定了組合成生命的各種分子之性質、功能、分子間之互相作用以及由此而產生的有規律之組織與繁殖之能力。在今天我們並不了解所有的生物之分子規律，有的規律不過是剛被發現，有些還不可能證實，所以只能稱為假設，目前我們所了解的生命分子規律之大概，將略述於以下幾節。

三、有生細胞中能量之轉變與利用

物理學熱力學第二定律說：「世間之一切物理及化學變化，趨向於增加宇宙間之不規律。」自然界之變化絕不能減低整個宇宙間之不規律化，所以我們要問：在這種與時日俱增之不規律化之世界環境中，生物如何創造及保持其精密、有規律化之組織？

生命並不是物理學定律之例外現象，生物之可以有其精密規律化之組織是付出了相當的代價，物理學熱力學第一定律說：「能量之總和不變。」所以生物不可以消滅或者製造能量，但可將能量從一種形式變化成另外一種形式。生物可以從環境內取得能量，在個體生活之條件下加以利用，然後將同量的不可利用或利用價值較低之能量，還給自然界。這種在生物生活條件下可利用的能量，稱為：「可用能量」。利用價值較低或不可利用之能量，其中包括熱能，在被生物發放之後，很快的同外界一切混合，因而增加世間的不規律化。所以生物創造及維持其個體之規律化，同時也增加其環境中之不規律化。

生物從環境中取得可用能量與原料，將可用能量利用後而轉變為利用價值較低之能量，這一過程在生物中是由許多分子分工合作之結果。一方面生命中這種轉變能量之效率，超過了任何人造之機器。但從另一方面看來，這些分工合作的分子，卻比任何人造之機器更為脆弱。高溫、強電，甚至於強酸、弱鹼都足以破壞這些分子之構造及其作用。人類所發明的利用熱力或電力作為能量來源之發動機，其原則不外有二：(一)機器各部分之溫度不同；或者(二)各部之壓力不同。但在生物每一個細胞中，其溫度與壓力都大致相同，所以生物不能利用熱或電作為能量之來源。細胞從環境中所取得的能量，被轉變成一種化學能量，然後這種化學能量被利用來進行製造和維護生物個體之組織與繁殖，在動物中這種化學能量也是動物行動能量之來源。所以與人造發動機完全相反，生物是在常溫、常壓下之一種化學發動機。

4 生物化學概論

四、生物中之化學變化

生物之可以成爲一種化學發動機，是因為它擁有各種極端專門化之觸媒——酶。這類生命中的觸媒是與生命同在的，酶與人造觸媒之不同有如下數項：(一)極端專門化；(二)效率高；以及(三)最適合於生物個體之環境，如常溫及中性等。

這種與生命俱來之酶具有極端專門化之結果，是使生物細胞中一般化學變化都達到百分之百精密程度，毫無副產品之產生。這與一般在試管中的化學變化大不相同，在實驗室中利用人造觸媒之化學變化通常都有一種或多種副產品。細胞中可能有數千化學變化，如果每一種都產生許多副產品，每個細胞只能整天爲處理副產品而忙碌，無暇顧及其他了！

酶之可以有這種極端專門化及高效率，是由於酶分子結構之專化適應。在生物中發生的化學變化及參與化學變化的分子都與酶之構造配合得天衣無縫，做工最精密的高級工程師也造不出來這樣配合的鎖和鑰匙。這種分子之專化適應，是生命中分子間相互作用之基礎。

生物中所有的化學變化之另一特徵是每一化學變化並不獨立存在，往往與其前後一定的其他化學變化相連結，而成一獨立系統。這種有系統的化學變化可以大致分爲兩類：(一)生產化學能量（產生ATP）；以及(二)利用化學能量（消耗ATP）。這兩系統之間以生物體內之化學能量（ATP）之多少作爲橋樑。這種共用橋樑，不限於化學能量之產生與消耗，其他分子之合成與水解之系統內，也常有共同分子存在。（ATP=adenosine triphosphate，腺核苷三磷酸）

五、細胞內化學變化之自我調節

在細胞內許多化學變化由共同橋樑而聯繫起來之結果，產生另一

重要現象：細胞內化學變化之自我調節。以上節所討論之化學能量為例，如細胞內化學能量很充分（ATP 濃度高），則所有產生化學能量之一系列化學變化之速率皆自動減低，而所有消耗能量之變化，其速率皆增高；相反地，當細胞內化學能量很低（ATP 濃度低），則產生能量之變化率皆增加，而消耗能量之速率則自動減低。又如在維護細胞組織及繁殖等過程中，細胞需要先有原料之合成。即以人類之細胞而言，可製造許多胺基酸以作為製造蛋白質之原料，如某種胺基酸之供應很充足（由食物中取得），則所有為製造這種胺基酸之化學變化速率皆降低，相反地如其供應缺少，則其合成速率加高，這種最後產品對其本身生產率之控制，不僅限於改變已存在之酶之催化速度，而且更進一步可以控制酶本身之製造，例如缺少某種胺基酸，則其影響所及，一切與這種胺基酸合成有關之酶之合成率皆因之而增高，所以生物細胞對其本身化學能量之產生及原料之合成，可以自我調節，及因其對酶之觸媒效率及合成之控制，而使得能量及原料之供求相適。

六、生物之繁殖與遺傳

生物最大的特點是可以將其特性一代代傳下去。不僅是一代兩代而且是上百成千代的往下傳，而其本質穩定不變。生物中偶然之突變及連帶而有之進化，是很少有之偶然事件。每次突變之影響亦限於可遺傳性質之極小部分。在千千萬萬的動植物中，繁殖與遺傳有一共同點：卽令是極複雜之生物，其繁殖與遺傳只依靠兩個生殖細胞，現在我們知道決定遺傳之化學分子是存在於這兩個細胞核中之去氧核糖核酸（deoxyribonucleic acid，簡稱 DNA），其重量不過是 6×10^{-12} 克，這種核酸分子具有兩大功能：(一)可以自我繁殖；以及(二)分子中藏有使遺傳性質在下一代具體表現出來之信號。DNA 之繁殖

6 生物化學概論

功能，是由其分子之特殊構造而有的。這類分子是由可分為正負兩半所組成的。繁殖時正的一半作模型製造新的負的一半，負的一半作模型製造新的正的一半，因此下一代之 DNA 與上一代之分子構造完全相同。

在所有細胞中，DNA 可以算是最大的分子，但僅由四種不同之單位連結成長線形的構造，生命之一切奧妙就由這四種單位之特殊排列次序而決定。由這樣一個直線形之分子所決定的細胞構造，卻是一個立體形的產物，這是因為 DNA 分子中四種單位之特殊排列次序，決定了酶及其他蛋白質中二十種胺基酸之排列次序。酶及其他蛋白質在合成之際也是具有長線型之構造，但在完成之後，由其中胺基酸排列之次序而決定其特有之立體構造。這種特有之立體構造便賦予酶及其他蛋白質之特殊觸媒功能，或與細胞內其他分子之特殊組合性能而成為細胞內之特殊組織部分。

我們在以上描述了生物內一些分子之特性及其相互間之關係，而形成所謂：「生物中之分子規律」。現在可以總結這些規律：

(一) 一個有生殖細胞是一個在常溫下與外界不斷發生關係之自我組織、自我調節以及自我繁殖之單位。

(二) 這種單位包含有許多順序有連貫性之化學變化，由細胞內所產生之酶加以最有效之控制。

(三) 生物中之分子規律並不與任何自然界物理定律相衝突，細胞作用與人造機器所遵循之規律相差無幾，惟一不同之點是細胞內化學變化之精密遠非人造機器所及。

將來或許我們可以更進一步追求生物中分子之起源及進化之程序，而得到對生物之分子規律之徹底了解。

從這篇簡略之導論，我們可見生物化學並非生物中各不相干之許多化學變化，而是有其一貫之組織與條理：生物之分子規律。這些分

子規律將是本書之綱領：第一篇首先描述生物中各類之不同分子；第二篇分析各種有系統之化學變化，彼此如何連貫而製造化學能量——ATP；第三篇將討論細胞如何利用化學能量以合成及製造其本身之結構；最後在第四篇內將詳述繁殖及遺傳之分子基礎。

第一篇 組成細胞之化學分子

第一章 緒言：生物分子對環境之適應與進化

生物中所有之分子，都經過了進化過程之選擇，因此現今所有之生物分子都是最適宜於現有生命之維持與傳代。首先我們要說明生物分子之性質，其所參與之化學變化以及其相互間之作用，其次要敘述生物分子之形狀與構造以及由此而組成之生物構造，最後說明細胞內分子對其環境中最主要之組成成分——水之適應與運用。

一、生物分子之組成元素

當我們比較組成生物分子之元素與地球表殼及大氣中之元素，而發現其間有極大之差異時，我們可先立一假設：生物中分子組成之元素，是對生命之維護最適合。在地球表殼中之一百種化學元素，只有十六種是所有生物中都有的，另外有六種在生物中只是偶然可以存在。生物分子中占了99%質量的四種元素是氧、碳、氫及氮。而地球表層所富有之四種元素則是氧、矽、鋁及鈉。除氧之外，生物分子中之碳、氫及氮皆遠比地球表層更豐富，所以我們可以說生物從自然界中取得其構造之原料，並不選取供應量最多之元素，而是選取最適合於對生命之創造及維持之元素。

氧、碳、氫及氮四元素之一顯然的共同化學性質是它們都很易於和其他元素作用，共用一對電子形成一個共價鍵（covalent bond）。氫須要一個，氧須要兩個，氮須要三個，碳須要四個外來的電子來滿