

第 3 章 生物大分子



“本是同根生，相煎何太急”。当牛饲料中混有感染了瘙痒病的羊肉时，牛就会罹患疯牛病。

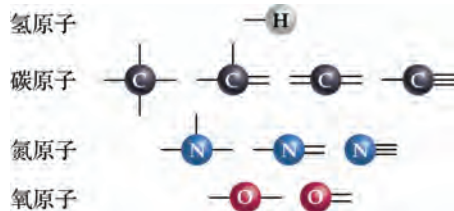
3.1 为什么碳元素在生物大分子中至关重要？

我们都见过有机水果和蔬菜，这些水果和蔬菜在生长过程中不添加任何的化肥和杀虫剂。在化学的世界里，“有机”这个词表示的意思截然不同。如果一个物质的分子由碳原子做骨架，并连接了若干氢原子，那么，这个物质就是有机的，称为有机物。有机的英文单词 **organic** 来源于生物体 **organism** 的前几个字母，这表示有机物通常是生物体合成的或者是生物体生长发育必不可少的物质。无机物分子基本不含有碳原子（比如水和氯化钠）或者氢原子（比如二氧化碳）。通常，相较于有机物，无机物的种类比较少，并且，无机物的结构也相对简单。

我们的生命神秘而妙不可言，它是由无数种类和数量的分子进行极其复杂多样的反应和相互作用而构成的。分子之间为什么会发生相互作用呢？这是由这些分子结构以及由结构所决定的化学性质决定的。当细胞中的两个分子发生相互作用时，它们的结构和化学性质也发生相应的变化。总而言之，这些发生在细胞中无数分子的相互作用以及相互作用所引起的变化，导致细胞的诸多功能和属性，比如，获得和使用能量、清除代谢产物、活动、生长以及繁衍后代。接下来讲述这些复杂多样的作用与反应，基本上都是由碳原子所构成的种类繁多的分子所参与、调节和决定的。

3.1.1 有机物分子复杂多样是由碳原子之间所形成的化学键决定的

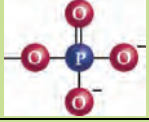
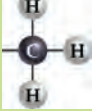
如果一个原子的最外层电子层的电子并没有处于饱和状态，那么，这个原子就是极其不稳定的（第2章讲到这一内容）。不稳定的原子之间会发生相互作用，通过共享电子的方式填满自己的最外层电子层，使得自己处于相对稳定的状态。两个原子之间是共享2个、4个还是6电子，形成一个、两个还是三个共价键，是由这两个原子的最外层电子层的电子空缺数目所决定的。图3-1中给出了生物大分子中最为常见的4种原子——氢、碳、氮、氧——可以形成的共价键的种类。可以看到，碳原子可能形成的共价键的种类最多。地球上的有机物之所以如此的种类繁多、数目庞大，这与碳原子所形成的多种共价键密不可分。碳原子的最外层电子层有4个电子，这也说明，它的最外层电子层仍旧缺少4个电子，因此，这些事实说明，碳原子要处于稳定状态，可以最多和4个其他原子形成4个单键，或者和少于4个原子形成双键或者三键。所以，有机物分子的空间结构复杂多样，比如有分支的链条形、环形、折叠形，或者螺旋形。



▲图 3-1 化学键的类型 生物大分子中最为常见的4种原子——氢、碳、氮、氧——可以形成的共价键的种类。其中，一条横线代表两个原子之间共用一对电子对，形成一个共价键；两条平行直线代表两个原子之间共用两对电子对，形成两个共价键，又称双键；三条平行直线代表两个原子之间共用三对电子对，形成三个共价键，又称三键。

在有机物分子中，与碳骨架相连的是这个有机物的功能基团，又称官能团。表3-1中列出了最为常见的7种官能团。通常情况下，官能团相较于碳骨架更不稳定，官能团比较容易发生化学反应，所以，不同的官能团决定了不同有机物分子的性质和化学反应类型。

表 3-1 生物大分子中常见官能团

官 能 团	结 构	性 质	主要存在的分子类型
羟基		极性；通常参与脱水反应和水合反应；形成氢键	糖类、多糖类、核酸、乙醇、一些氨基酸、固醇类
羰基		极性；使得分子具有亲水性	糖类（多为直线型糖类）、固醇类荷尔蒙、一些维生素
羧基 (离子形式)		极性，酸性；呈现负电性的氧原子容易和氢离子结合，形成羧酸集团；形成肽键	氨基酸、脂肪酸、羧酸类（比如醋酸或柠檬酸）
氨基		极性，碱性；通过与氢离子结合而离子化；形成肽键	氨基酸、核酸、很多蛋白质
巯基		非极性；在蛋白质中形成二硫键	半胱氨酸（一种氨基酸）、很多蛋白质
磷酸基		极性，酸性；在核酸分子中连接核苷酸；形成 ATP 中的高能磷酸键	磷脂类、核苷酸、核酸
甲基		非极性；参与甲基化反应，与 DNA 分子中的核苷酸连接，从而改变基因的表达情况	固醇类、DNA 分子中甲基化的核苷酸

3.2 有机物分子是如何形成的？

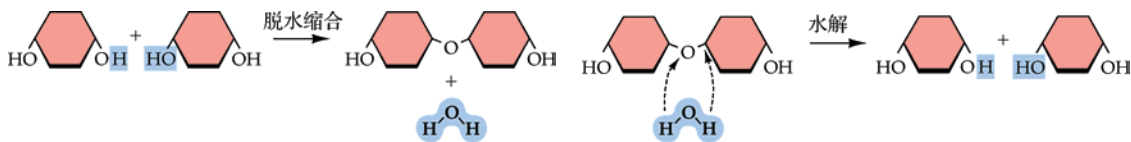
复杂的生物大分子是由数目庞大的原子一个一个相连构成的，生命的运转要远比把这些大分子联系在一起复杂得多、有效得多，当然，也神秘得多。正如一列火车是由一节一节的车厢所组成的一样，小的有机物分子（比如单糖类和氨基酸）可以通过相互作用而形成更大的生物分子（比如多糖和蛋白质）。科学家将最简单的有机物结构称为单体，单体之间相互作用形成的大分子称为聚合物。

3.2.1 聚合物通常通过脱水反应形成、通过水解反应分解

生物大分子的多个亚基之间通常是通过脱水这一化学反应来彼此连接的。脱水反应指的是一个亚基去除一个氢离子，而与之相连的另一个亚基去除一个羟基，这样，这两个亚基的原子的外层电子层就处于不饱和状态。当这两个亚基相互结合时，它们的共用电子对就会填补外层电子层的空缺，形成共价键。被去除的氢离子和羟基形成一个水分子，这一过程在图 3-2 中具体显示。这也解释了为什么这一化学反应称为脱水反应，也就是两个亚基通过脱去一个水分子而连接在一起，形成新的生物大分子。

与脱水反应相对应的化学反应称为水解反应（hydrolysis）。水解反应使生物大分子的不同亚基之间分离开来。一个水分子为第一个亚基贡献一个氢离子，为第二个亚基贡献一个羟基（如图 3-3 所示）。人类消化道中的酶类就是通过水解反应消化分解食物的。例如，苏打饼干中的淀粉是由大量的葡萄糖（一种单糖）通过脱水反应所组成的（如图 3-8 所示），我们的唾液和小肠液中富含丰富的水解酶类，它可以将淀粉分解为简单的葡萄糖，从而被人体吸收。

虽然生物大分子种类繁多，但基本上可以分为 4 类：碳水化合物、脂类、蛋白质和核酸（如表 3-2 所示）。



▲图 3-3 水解反应

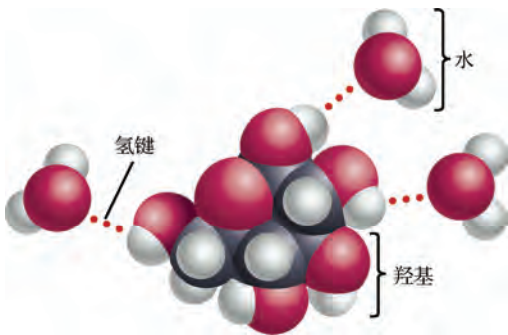
表 3-2 4 类基本的生物大分子

生物大分子的类型和结构	生物大分子的亚型及其结构	实 例
碳水化合物：通常由碳原子和氢原子所构成，碳原子和氢原子形成 $(\text{CH}_2\text{O})_n$ 这样的结构	单糖 通常的形式是 $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$	葡萄糖、果糖、半乳糖
	二糖 两个单糖结合在一起而构成	蔗糖
	多糖 多个单糖形成链状结构（单糖多为葡萄糖）	淀粉、糖原、纤维素
脂类：碳原子和氢原子的含量很高，绝大部分脂类是非极性，并且不溶于水的	甘油酸三酯 三个脂肪酸分子与一个甘油分子相连	油、脂肪
	蜡 多个脂肪酸分子与长链醇类分子相连	植物角质中的蜡
	磷脂 极性磷酸集团和两个脂肪酸分子与一个甘油分子相连	细胞膜上的磷脂
	固醇 官能团连接在碳原子形成的 4 个环状骨架上	胆固醇、雌激素、睾丸激素
蛋白质：含有一个或以上的氨基酸链，它的功能通常由其所形成的四级结构所决定	肽类 短链氨基酸	后叶催产素
	多肽 长链氨基酸	血红蛋白、角蛋白
核苷酸/核酸	核苷酸 由一个五碳糖（核糖或者脱氧核糖），一个含氮的碱基和一个磷酸集团所组成	三磷酸腺苷（ATP） 环化单磷酸腺苷（cAMP）
	核酸 通过共价键将一个核苷酸分子的磷酸集团和下一个核苷酸分子的五碳糖连接在一起而形成的多聚体	脱氧核糖核苷酸（DNA） 核糖核苷酸（RNA）

* n 表示分子骨架中碳原子的数目。

3.3 什么是碳水化合物?

碳水化合物分子通常由碳原子、氢原子和氧原子构成，并且碳氢氧三者的比例大约是 1：2：1。这个比例也解释了碳水化合物这个词的由来，也就是可以简单地理解为“碳加水”。碳水



▲图 3-4 糖类可以溶于水 糖类中的羟基是极性的，可以和呈现极性的水分子形成氢键，从而溶解于水。

化合物要么是简单的水溶性小分子糖类，要么是糖类的多聚物，比如淀粉。如果一个碳水化合物仅仅含有一个糖分子，那么，这种碳水化合物就称为单糖。当两分子单糖结合在一起时，就组成了一分子二糖。当然，单糖和二糖都被称为糖类。当我们在下午茶喝咖啡时，将方糖加入咖啡中，方糖会慢慢溶解，这是因为糖类具有亲水这一特性。具体来讲，是因为糖类中的羟基是极性的，可以和呈现极性的水分子形成氢键（见图 3-4）。

以和呈现极性的水分子形成氢键，从而溶解于水。很多个单糖形成的多聚物称为多糖。大部分的多糖在正常温度下不溶于水。在细胞中，淀粉作为一种储存能量的分子而存在。其他多糖可以作为植物、真菌和细菌的细胞壁成分，起到使细胞壁更加强韧的作用。还有一些多糖可以形成昆虫类和虾蟹类的外壳，起到保护这些生物弱小的身躯的作用。

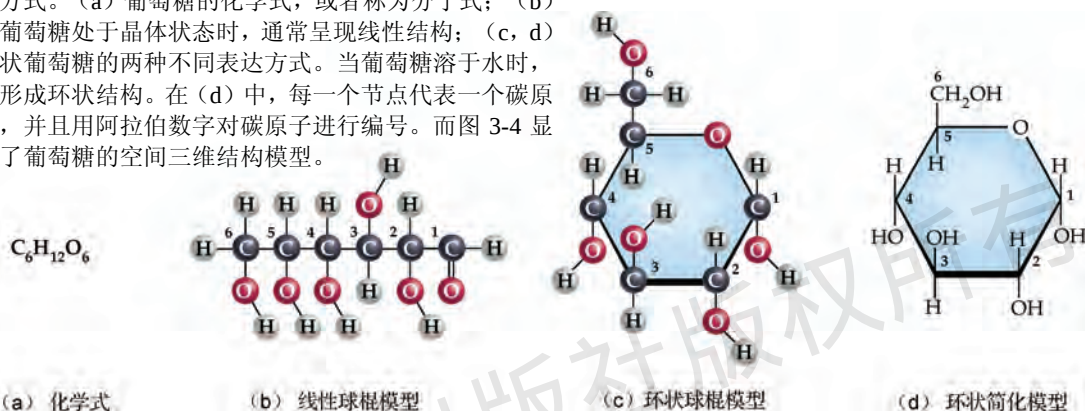
很多个单糖形成的多聚物称为多糖。大

部分的多糖在正常温度下不溶于水。在细胞中，淀粉作为一种储存能量的分子而存在。其他多糖可以作为植物、真菌和细菌的细胞壁成分，起到使细胞壁更加强韧的作用。还有一些多糖可以形成昆虫类和虾蟹类的外壳，起到保护这些生物弱小的身躯的作用。

3.3.1 不同的单糖具有相同的分子式和不同的结构

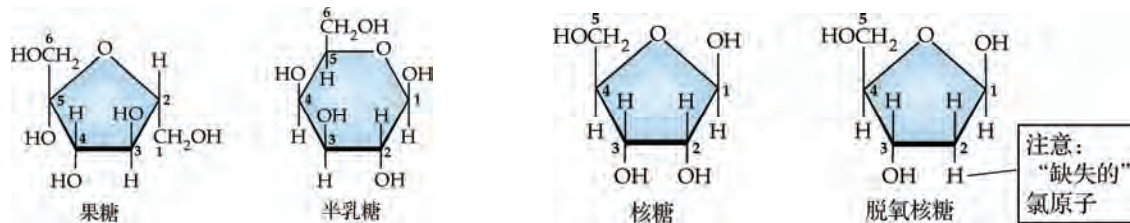
单糖的碳骨架含有 3~7 个碳原子, 大部分碳原子都连接有一个氢原子和一个羟基。因此, 糖类的分子式大多遵循 $(\text{CH}_2\text{O})_n$ 这样的形式, 其中, n 代表这个分子的碳骨架中碳原子的数目。当一个糖类分子溶于水中, 比如说, 溶于细胞的细胞质中时, 它的碳骨架通常形成环状的结构。图 3-4 和图 3-5 展示了表示最简单的糖类分子之一, 葡萄糖的不同表示形式, 在接下来的章节中如果还看到图 3-5 这样的表达形式, 你要清楚, 长链或环状骨架的每一个节点都表示一个碳原子。

▼图 3-5 葡萄糖结构的不同表达方式 化学家为了更好地研究物质的结构和特性, 设计了分子结构的不同表达方式。(a) 葡萄糖的化学式, 或者称为分子式; (b) 当葡萄糖处于晶体状态时, 通常呈现线性结构; (c, d) 环状葡萄糖的两种不同表达方式。当葡萄糖溶于水时, 会形成环状结构。在 (d) 中, 每一个节点代表一个碳原子, 并且用阿拉伯数字对碳原子进行编号。而图 3-4 显示了葡萄糖的空间三维结构模型。

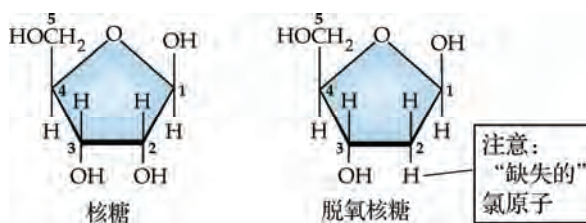


葡萄糖是生命体中最为常见的糖类, 并且, 也是细胞中最为主要和重要的储能物质。葡萄糖含有 6 个碳原子, 因此, 它的分子式是 $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ 。生物也会合成其他单糖, 这些单糖和葡萄糖具有相同的分子式, 结构却大相径庭。比如, 一些植物通过果糖储存能量, 这也是水果、果汁、甜菜还有蜂蜜(蜜蜂由花蕊中提炼出来的)有甜味的的原因。哺乳动物的乳汁中含有丰富的半乳糖, 这也是幼年的哺乳动物最为主要的能量来源(见图 3-6)。在细胞中, 果糖和半乳糖只有转化为葡萄糖后, 才能作为能量物质被生物直接利用。

核糖和脱氧核糖也是最为常见的多糖, 分别存在于 DNA 和 RNA 分子的核酸中。与葡萄糖不同的是, 核糖和脱氧核糖都是五碳糖。如图 3-7 所示, 脱氧核糖比核糖少一个氧原子, 这是脱氧核糖分子中的一个羟基被一个氢原子所取代的结果。



▲图 3-6 一些六碳单糖



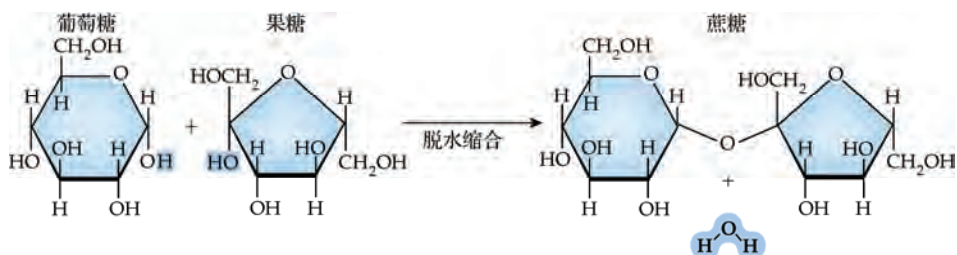
▲图 3-7 一些五碳单糖

3.3.2 二糖是两个单糖通过脱水反应而连接形成的

单糖可以通过脱水反应连接在一起形成二糖或者多糖(见图 3-8)。二糖通常作为暂时储存能量的物质而存在, 尤其是在植物中。当生物需要能量时, 二糖就会通过水解反应分解为相应的单糖, 最终转化为葡萄糖(见图 3-3), 然后, 细胞通过代谢葡萄糖, 释放其化学键中蕴含的能量, 供给生物体进行生存和繁衍。接下来具体讲一讲这个过程。早餐时, 你吃了加奶油的土司和加方糖的咖啡。其中, 土司中的奶油富含乳糖(一个葡萄糖分子和一个半乳糖分子脱水形成), 而方糖

的主要成分是蔗糖（一个葡萄糖分子和一个果糖分子脱水形成），主要从甜菜和甘蔗中提炼出来。麦芽糖是由两个葡萄糖分子脱水形成的，在自然界中的含量非常稀少，但是，淀粉在生物体中通过淀粉酶分解成麦芽糖，而土司就是由淀粉所制成的。其他消化酶类可以将麦芽糖分解为葡萄糖，这样，细胞就可以吸收这些葡萄糖，分解它们，释放能量，供给基本的生命需要。

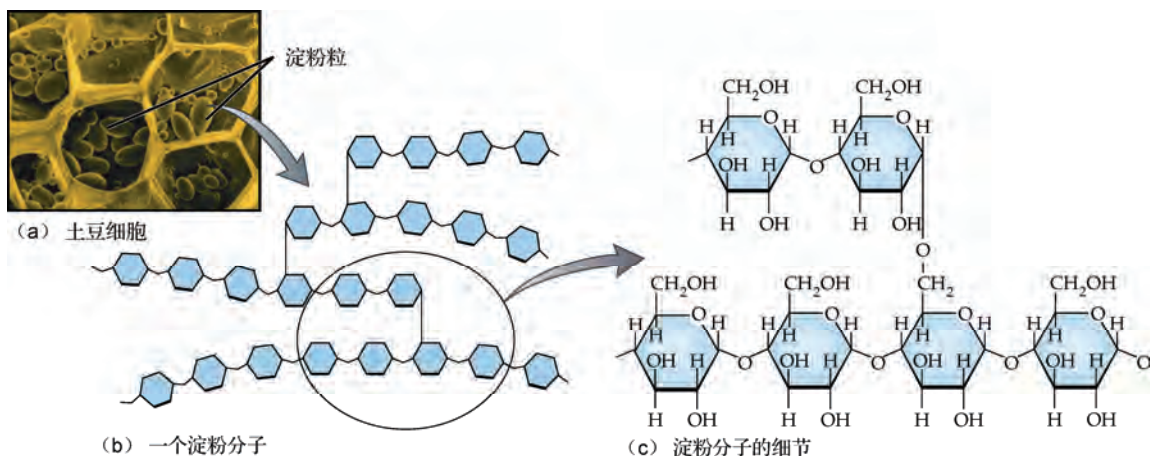
如果你正在减肥瘦身中，也可以在你的咖啡和土司中加入人造的糖类，这些替代品只提供相似的风味，却不能作为供给能量的物质而存在。



▲图 3-8 二糖的形成过程 一个蔗糖分子是一个葡萄糖分子和一个果糖分子脱水而形成的，其中，葡萄糖分子脱去一个氢原子，果糖分子脱去一个羟基。脱下的氢原子和羟基形成一个水分子，并且，两个环状的单糖通过仅剩的一个氧原子连接在一起，形成稳定的单键。

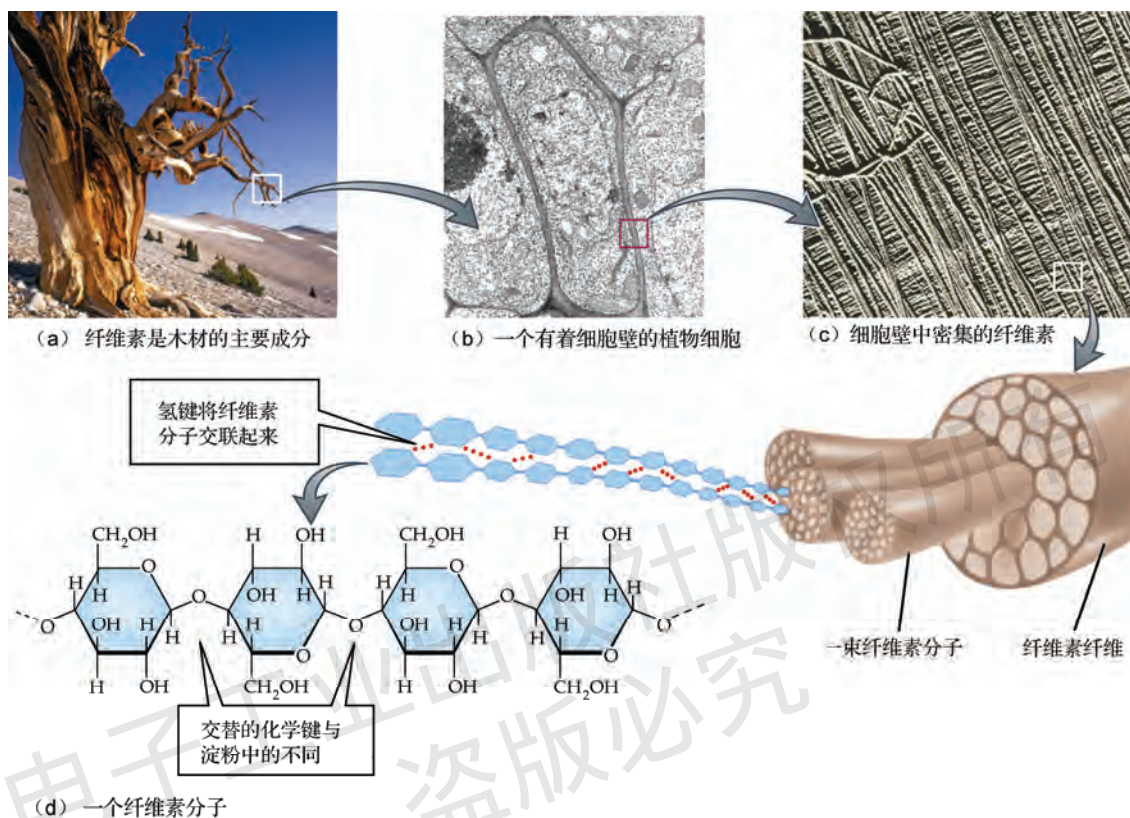
3.3.3 多糖是多个单糖结合在一起形成的链状结构

吃一口甜甜圈，咀嚼几分钟，就会发现甜甜圈越来越甜。这是为什么呢？因为我们的口腔中会分泌唾液淀粉酶，这种酶可以将甜甜圈中的淀粉水解为麦芽糖以及葡萄糖，而麦芽糖和葡萄糖尝起来甜甜的。植物通常采用淀粉作为它们的储能物质（见图 3-9），而动物往往会采用与淀粉类似的一种多糖——糖原——作为储能物质。当然，淀粉和糖原都是葡萄糖分子的多聚形式。这两者也是有明显区别的，淀粉通常在植物的根部和种子中形成，并且是由几百万个葡萄糖分子形成的，它的碳骨架呈现具有分支的链状结构。而糖原通常储存在动物的肝脏和肌肉中，当然，我们人类也是这样，和淀粉一样，它的碳骨架也呈现链状，但是糖原碳骨架的分支要比淀粉多得多。



▲图 3-9 淀粉的结构和功能 (a) 土豆中的大量淀粉是它储存能量的方式，可以使土豆度过寒冷的冬天，并在春天发出芽来。(b) 淀粉分子的一部分。淀粉通常是由数百万葡萄糖分支所形成的，它的碳骨架呈现具有分支的链状结构。(c) 图 3-9 (b) 中所示部分的具体结构。注意观察淀粉中葡萄糖分子的连接方式与纤维素有什么不同（见图 3-10）。

对于很多生物来讲,多糖也可以作为一种结构支架物质而存在。其中,最为重要和常见的多糖类结构物质被称为纤维素。它可以组成植物细胞的细胞壁,棉花白花毛茸茸的棉朵,乔木树干的近一半成分也是纤维素(见图 3-10)。科学家预测,地球上的植物每年可以合成万亿吨的纤维素,这也使得纤维素成为地球上含量最为丰富的有机物之一。

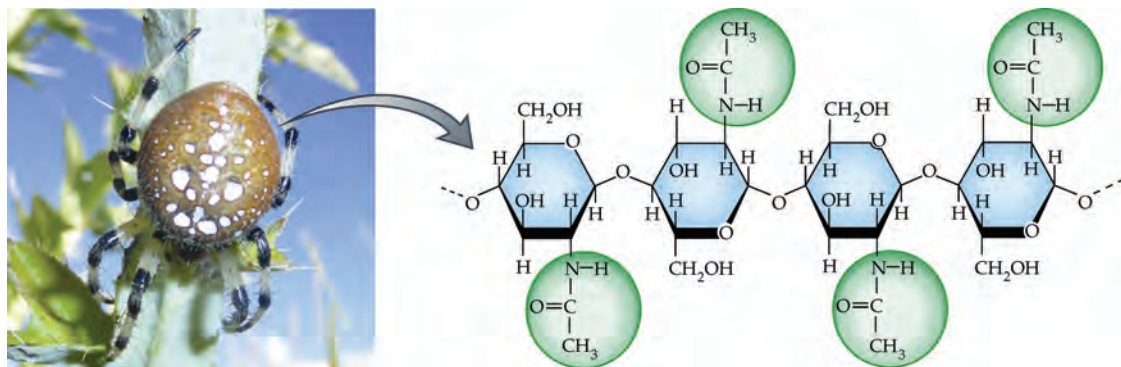


▲ 图 3-10 纤维素的结构和功能 (a) 在加利福尼亚州,有一棵树龄至少 3000 年的芒松,它的树干基本上都是由纤维素组成的。(b) 每一个植物细胞的细胞壁都是由纤维素所构成的。(c) 植物的细胞壁中的纤维素排列成纤维状,并存在一定角度的倾斜,这使得每个植物细胞都不必承受过大的压力。(d) 每个纤维素分子是由 1 万多个葡萄糖分子聚合形成的。注意观察纤维素中葡萄糖分子的联系方式与图 3-9c 中的淀粉有什么不同。

像淀粉一样,纤维素是葡萄糖的多聚形式。但是,如果仔细比较图 3-9c 和图 3-10d 就会发现,纤维素中的每一个葡萄糖分子都是上下颠倒的。虽然绝大多数动物都可以消化分解淀粉,但是,基本上没有哪种高等的脊椎动物可以合成和分泌相应的酶类来消化分解纤维素。有一些动物,像牛和白蚁,它们的身上或体内会寄生一些可以消化纤维素的微生物,这样,微生物分泌的酶类将纤维素消化为葡萄糖,而这些葡萄糖就会被这些动物所利用。对于我们人类,纤维素可以完好无损地通过我们的消化系统并最终排出体外,并不供给我们任何能量,但是,纤维素也有它的作用,可以帮助我们的肠道排泄,从而防止便秘。

一些昆虫、蟹类和蜘蛛的外壳是由甲壳素所组成的。甲壳素是一种葡萄糖分子加入一个含氮的官能团后,再多聚合而构成的(见图 3-11)。在一些真菌(如蘑菇)的细胞壁中,也有甲壳素的存在。

碳水化合物还可以构成一些大分子化合物,例如,细胞的细胞膜上就镶嵌有许多连着碳水化合物的蛋白质,而我们稍后会讲到的核酸中,也含有大量的糖类分子。



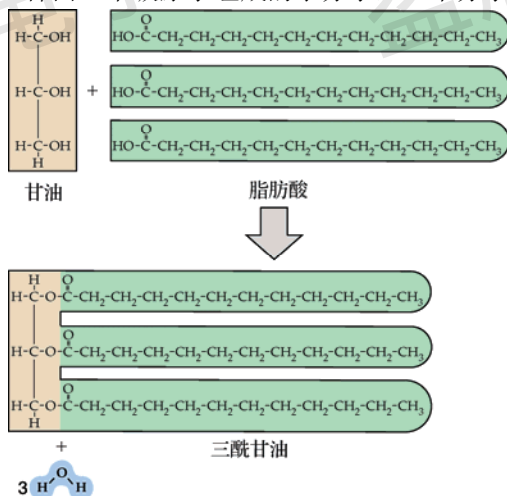
▲图 3-11 甲壳素的结构和功能 甲壳素和纤维素的葡萄糖分子连接构象是相同的。甲壳素的葡萄糖分子会连接一个含氮的官能团（图中绿色的），这个官能团取代了原本羟基的位置。坚硬的，具有一定伸缩性的甲壳素使得很多生物柔嫩的身躯得到保护，比如说一些昆虫，蟹类，蛛类（如图所示的蜘蛛）和大部分的真菌。

3.4 什么是脂类？

脂类的主要成分基本上是碳元素和氢元素。其中，碳元素和氢元素以非极性的碳碳键和碳氢键联系在一起。这样的非极性区域让脂类具有疏水的性质，很难溶于水。有些脂类有储存能量的功能，有些脂类可以在植物和动物体表形成防水的保护层，还有些脂类是细胞膜的最主要成分，还有些脂类是激素。脂类可以人为地分为三大类，第一类是油脂、脂肪和蜡，第二类是磷脂类，第三类是固醇类。

3.4.1 油脂、脂肪和蜡是仅含碳、氢和氧三种元素的脂类

组成油脂、脂肪和蜡这些物质的仅有三种元素：碳、氢和氧。这些脂类都含有一个或多个脂肪酸基团，也就是含有碳元素为骨架的碳氢长链，末端连有一个羧酸基团（也就是 -COOH ）。甘油是一种由三个碳原子组成的小分子，一个分子的甘油和三个分子的脂肪酸亚基通过脱水反应而联系



▲图 3-12 三羧酸甘油酯的合成 一个分子的甘油和三个分子的脂肪酸亚基通过脱水反应而联系在一起，就形成了三羧酸甘油酯。

系在一起，就形成了油脂分子或脂肪分子（见图 3-12）。也正是因为这样的结构，油脂和脂肪也称为三羧酸甘油酯。

油脂和脂肪通常可以作为储存能量的物质。一克油脂和脂肪蕴含的能量大概是糖类或者蛋白质的两倍（具体说，每克脂肪含有 9 卡路里的能量，而每克糖类或者蛋白质只含有 4 卡路里能量）。举个例子，如图 3-13a 中的熊，它皮下储存的脂肪足够它度过寒冷的冬天。对人类来讲，为避免储存过多的脂肪造成肥胖，往往食用脂类的替代物。

脂肪，例如黄油和猪油，基本上来源于动物。而油脂，比如玉米油、菜籽油和大豆油，基本上来源于植物的种子。脂肪和油脂最主要的区别是，在室温条件下，脂肪是固态的，而油脂是液态的，这是由它们的脂肪酸基团的结构所决定的。对于脂肪来讲，如果脂肪酸基团中的碳原子与碳原子，碳原子与氢原子都是以单键连接在一起的，那么，这样的脂肪酸就称为饱和脂肪酸，这是因

为它们已经拥有足够多的氢原子，不能再容纳更多的氢原子。饱和的脂肪酸链是呈直线型的，这样的结构可以使脂肪分子中的三条脂肪酸长链尽可能地紧密靠近，这就是脂肪分子在室温下呈现固态的原因（见图 3-14a）。



(a) 脂肪

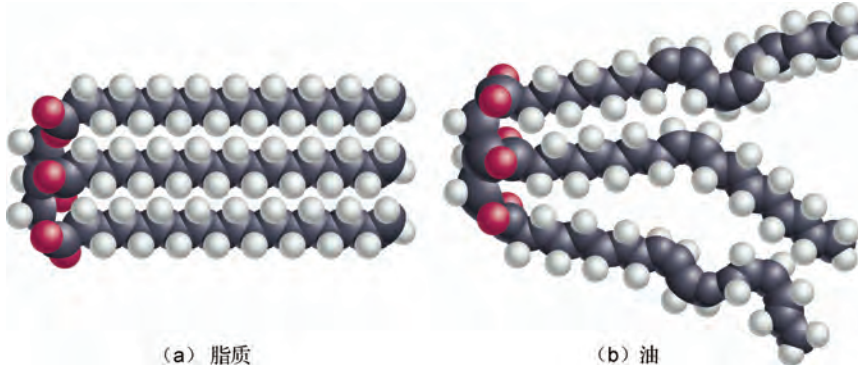


(b) 蜂蜡

▲图 3-13 自然界中的脂类 (a) 一只胖乎乎的大灰熊正要冬眠，如果它不是用脂类储存能量而是换用相同质量的碳水化合物，那么，冬眠过后，它也许连爬行的力气都没有了。(b) 蜡是饱和度十分高的脂类，在正常的户外环境下，蜡是固态的。因为蜡具有如此坚韧的特性，蜜蜂可以用蜂蜡建造自己的六边形蜂巢。

如果脂肪酸的碳骨架上存在一些双键，也就是说，连接在碳骨架上的氢原子数目相对比较少，那么，这样的脂肪酸称为不饱和脂肪酸，这样的不饱和脂肪酸链形成的脂类分子，它的脂肪酸长链并不是呈现直线状，而是锯齿状（如图 3-14b 所示）。油脂之所以在室温下呈现液体状态，就是因为这种锯齿状的脂肪酸长链使油脂分子呈现松散状态而不能紧密地压缩在一起。工业上的氢化反应，也就是人为地打破不饱和脂肪酸上的双键，在碳原子上加上氢原子，使这些原本不饱和的碳原子饱和，将液态的油脂转化为固态的脂肪，但是，与油脂相比，脂肪比较不利于人类的健康。

虽然蜡的化学性质和脂肪比较类似，但人类和绝大多数动物没有可以消化分解蜡的酶类。蜡的碳骨架是非常饱和的，所以，在正常的户外环境下，蜡是固态的，蜡可以在陆生植物的叶片和根表面形成一层防水层。有的动物也可以合成蜡，这样的蜡可以为有些动物的皮毛和昆虫的外骨骼提供防水功能。蜜蜂用蜂蜡建造自己的六边形蜂巢，用来储存蜂蜜和繁衍后代（见图 3-13b）。



(a) 脂质

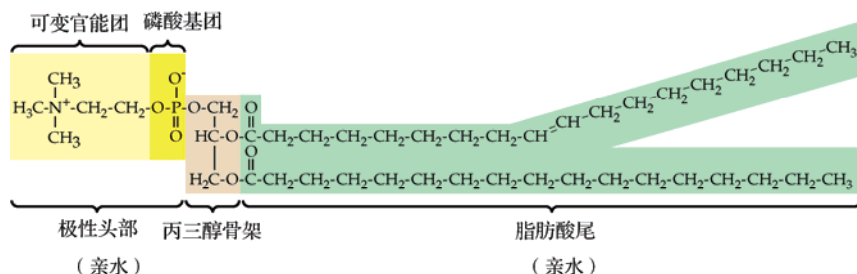
(b) 油

◀图 3-14 油脂和脂肪 (a) 脂肪的脂肪酸长链呈现直线状态。(b) 油脂的脂肪酸长链的碳骨架含有一些双键，使得脂肪酸长链呈现锯齿状。油脂之所以在室温下呈现液态，就是因为这些锯齿状碳骨架使得油脂分子的结构相对松散。

3.4.2 磷脂类含有亲水的头部基团和疏水的尾部基团

每一个细胞的外部都包裹着由不同磷脂分子组成的细胞膜。磷脂分子的结构与油脂分子类似，但是，磷脂分子的其中一条脂肪酸长链被取代，取代它的通常是连有一些含氮元素的官能团的磷酸基团

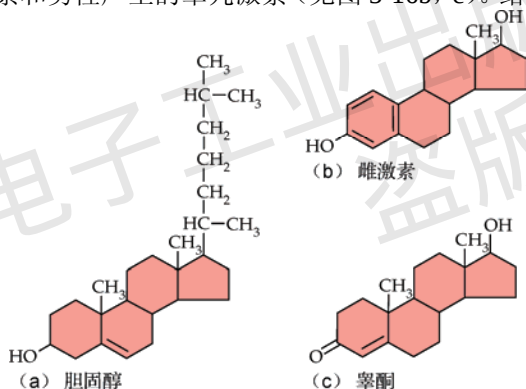
(如图 3-15 所示)。因此, 磷脂分子有两种截然不同的末端, 一种是两个非极性的脂肪酸末端, 末端具有疏水性; 另一种是含有磷酸基团和含氮官能团的末端, 也称头部, 头部呈极性, 并且具有亲水性(磷脂分子的这种性质对于细胞膜的结构和功能至关重要, 这部分内容会在第 5 章中具体讲到)。



▲图 3-15 磷脂类 磷脂类具有相似的结构, 是在甘油骨架上连着两个疏水的长链脂肪酸和一个亲水且具有极性的头部基团(图中黄色部分), 头部基团通常由一个磷酸基团和一个含氮的官能团组合而成。磷酸基团呈现负电性, 而含氮官能团呈现正电性, 这样, 亲水极性头部就对外不显示电性, 同时使头部基团具有亲水性。

3.4.3 固醇类含有 4 个结合在一起的碳环

所有的固醇都由 4 个碳原子环结构所构成。如图 3-16 所示, 这些碳环会连有一些官能团, 共享一个或者多个边。有一种常见的固醇被称为胆固醇, 是动物细胞的膜类组分的重要成分之一(见图 3-16a)。人类大脑成分的百分之二是胆固醇, 它是神经细胞的绝缘层(也就是髓鞘)中富含脂类的膜结构的重要成分。胆固醇也是细胞合成其他固醇类分子的作用原材料, 比如女性产生的雌激素和男性产生的睾丸激素(见图 3-16b, c)。结构不正确的胆固醇是心血管疾病发生发展的元凶。



▲图 3-16 固醇类 所有的固醇都具有相似的结构, 都是由 4 个碳原子环结构构成。这些碳环会连有一些官能团, 并且会共享一个或者多个边。(a) 胆固醇, 是细胞合成其他固醇类分子的作用原材料。(b) 雌性荷尔蒙, 雌激素。(c) 雄性荷尔蒙, 睾丸激素。这两种性激素的结构有诸多相似之处。

3.5 什么是蛋白质?

蛋白质分子由氨基酸长链构成。科学家预测, 我们的机体至少含有十几种蛋白质。这些蛋白质的每一种都发挥着其独特的功能, 并且至关重要, 缺一不可(如表 3-3 所示)。绝大多数细胞都会自身合成数以百计的不同酶类, 酶类基本上是蛋白质。这些酶类可以催化在细胞中发生的不同化学反应。还有一些蛋白质是细胞的结构物质。比如角蛋白, 是组成毛发、犄角、指甲、鳞片和羽毛的主要成分(如图 3-17 所示)。桑蚕丝的主要成分也是蛋白质, 是由桑蚕分泌出来的丝状物, 最后形成蚕茧。蜘蛛也可以分泌主要成分为蛋白质的蛛丝来编织自己的蜘蛛网。蛋白质还可以作为营养物质, 比如蛋清中的白蛋白和乳汁中的酪蛋白, 可以为动物和人类的生长提供必不可少的养料。另外, 还有一些功能各异的蛋白质, 比如, 血液中的血红蛋白起到运输氧气的作用; 肌肉组织中的肌动蛋白和肌球蛋白可以形成丝状结构, 牵拉肌肉, 这样, 动物和人类就可以自由行走。

运动了；另外，有一些蛋白质是激素，比如胰岛素和生长激素；还有一些蛋白质是抗体，它们是免疫系统的重要组成部分，起到抵抗外来病菌侵入、抗争疾病的作用；当然，还有极少数蛋白质是有毒有害的，比如响尾蛇蛇毒。

表 3-3 蛋白质的功能

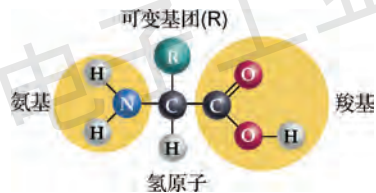
功 能	实 例
结构	角蛋白（组成毛发、犄角、指甲、鳞片和羽毛）
运动	肌动蛋白和肌球蛋白（常见于肌肉细胞，牵拉肌肉）
防御	抗体（常见于循环系统中，抵抗入侵机体的病菌，有些可以中和毒素）；毒素（常见于有毒的生物中，可以用来抵抗天敌和其他狩猎者）
储存能量	白蛋白（常见于蛋清中，为胚胎提供营养）
信号传导	胰岛素（由胰岛所分泌，可以促进细胞对葡萄糖的吸收）
催化作用	淀粉酶（常见于唾液和小肠液中，可以消化分解碳水化合物）

▼图 3-17 作为结构物质的蛋白质 角蛋白是一种常见的结构蛋白质。它主要存在于（a）毛发中、（b）犄角中、（c）蜘蛛网的蛛丝中。



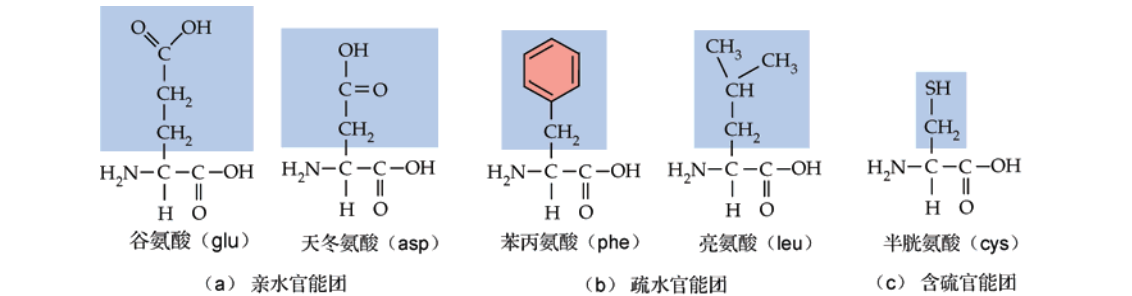
3.5.1 蛋白质是由氨基酸长链构成的

蛋白质是氨基酸的聚合物，氨基酸与氨基酸之间依靠肽键相互连接。所有的氨基酸都具有相同的功能结构，就是一个碳原子连接一个氢原子、一个含氮的氨基团（—NH₂）、一个羧基团（—COOH）和一个其他基团（—R）。这个其他（R 基团），就是不同氨基酸的区别所在（见图 3-18）。



▲图 3-18 氨基酸的结构

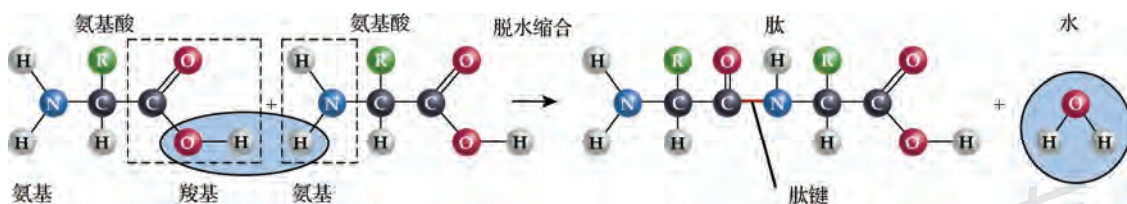
在生物体中大约可以找到 20 种氨基酸。不同的 R 基团让氨基酸拥有不同的性质（见图 3-19）。有些氨基酸具有亲水性，在水中是可溶的，这就是因为它的 R 基团具有极性。另外一些氨基酸具有疏水性，因为 R 基团是非极性的，所以在水中不能溶解。有种氨基酸叫半胱氨酸（见图 3-19c），它的 R 基团含有巯基，所以，半胱氨酸分子与半胱氨酸分子之间可以形成二硫键。接下来会讲到，二硫键在蛋白质的结构形成过程中扮演着非常重要的作用。



▲图 3-19 多种多样的氨基酸 氨基酸的多样性取决于它的 R 基团（图中的蓝色背景中的基团）。R 基团有可能是（a）亲水的或者是（b）疏水的。（c）半胱氨酸的 R 基团含有一个硫原子，它可以和其他半胱氨酸的硫原子形成共价键，这种共价键被称为二硫键。

3.5.2 氨基酸通过脱水反应结合在一起，形成蛋白质

和多糖与脂类一样，蛋白质也是通过脱水反应形成的。对于蛋白质来说，氨基酸的氨基（ —NH_2 ）中的氮原子与另一个氨基酸中羧基（ —COOH ）中的碳原子结合在一起，其中，氨基脱去一个氢原子，而羧基脱去一个羟基，形成一个水分子而脱去（见图 3-20）。这时，氮原子与碳原子所形成的化学键被称为肽键（ —NH—CO— ）。由少数氨基酸（通常指的是 50 个氨基酸以下）所形成的氨基酸短链称为多肽，两个氨基酸通过脱水反应所组成一个分子称为一个肽分子。随着氨基酸数目的不断增加，肽链的长度不断加长，直到形成一个长多肽链。细胞中的多肽链有的可以长达几千个氨基酸，一个蛋白质通常含有一个或几个多肽链。



▲图 3-20 蛋白质的合成 蛋白质也是通过脱水反应形成的。一个氨基酸的氨基（ —NH_2 ）中的氮原子与另一个氨基酸中羧基（ —COOH ）中的碳原子结合在一起，其中，氨基脱去一个氢原子，而羧基脱去一个羟基，形成一个水分子而脱去。

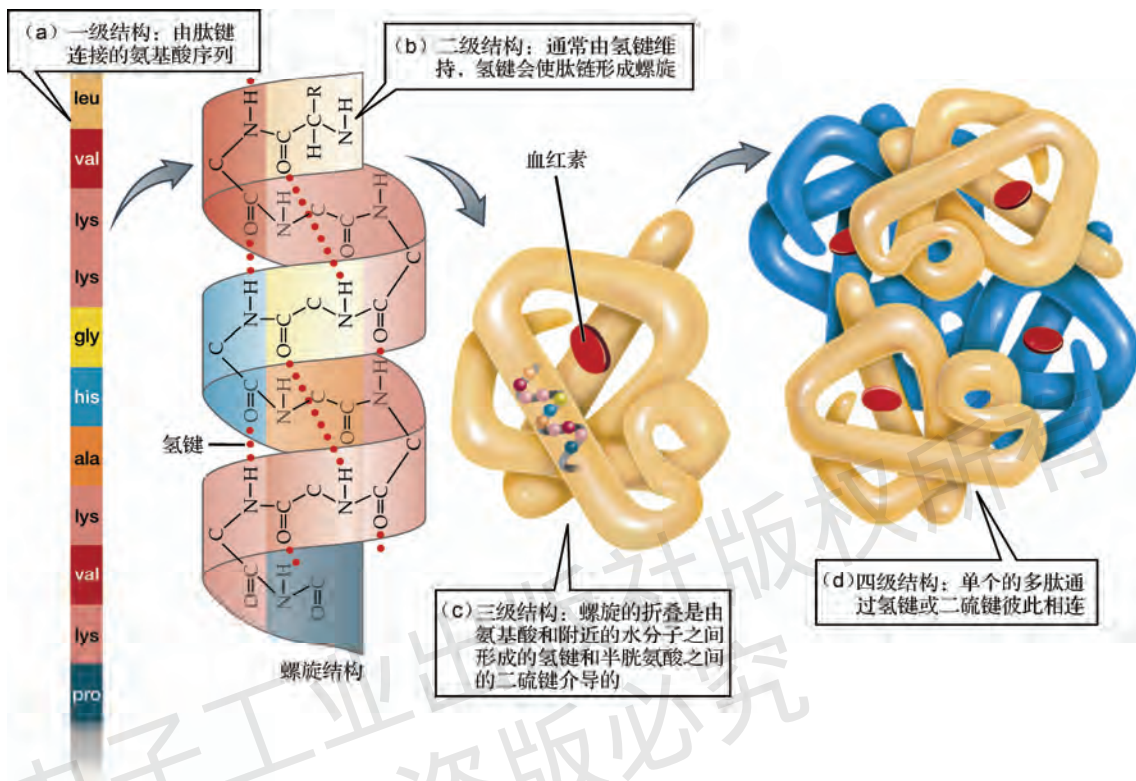
3.5.3 蛋白质可以形成多达四级的结构

氨基酸的 R 基团之间的相互作用，使得氨基酸长链会扭曲变形，会折叠，不同氨基酸长链之间也会相互交联，这就让蛋白质有了三级结构。蛋白质可以形成多至四级的结构，分别称为一级结构、二级结构、三级结构和四级结构（见图 3-21）。蛋白质的氨基酸序列是蛋白质的一级结构（见图 3-21a），它取决于这个细胞中的遗传物质，也就是 DNA。蛋白质的二级结构指的是多肽链所形成的简单的空间结构，这种空间结构主要有两种，一种叫做螺旋结构，一种叫做折叠结构。二级结构是依靠氨基酸的极性官能团之间的氢键来形成和维持的。举几个例子。缠绕成圈像弹簧一样的二级结构叫做螺旋结构，我们毛发中的角蛋白和血液中的血红蛋白都将形成螺旋结构（见图 3-21b）。多肽链之所以会形成螺旋结构，是因为氨基酸中的羰基基团（带有微弱的负电性）中的氧原子和相邻的氨基酸的氨基基团（带有微弱的正电性）中的氢原子之间可以形成氢键。这个氢键维持了多肽链的螺旋结构。而另外一些蛋白质，比如蚕丝蛋白，形成的二级结构并不是螺旋结构，而是折叠结构，也就是，它的多肽链反复重复，形成像风琴褶一样的折叠结构，这种结构也是依靠氢键来形成和维持的（见图 3-22a）。

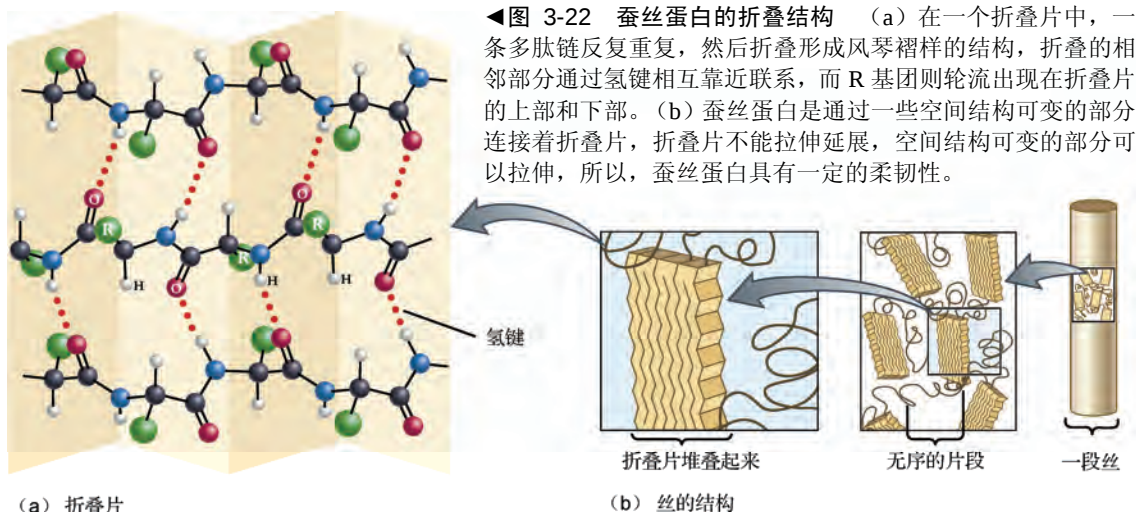
除了二级结构之外，很多蛋白质还会形成三级结构（见图 3-21c）。蛋白质的三级结构主要由它的二级结构和蛋白质所处的环境所决定。如果蛋白质存在于水溶液中，比如，存在于细胞内细胞质的水性环境中，蛋白质倾向于将自己的亲水基团暴露在外面，而将疏水基团包裹在里面。相反，如果这种蛋白质镶嵌在主要由磷脂双分子层所构成的细胞膜上，就会将它的疏水官能团暴露在外面，从而被磷脂分子的疏水尾部所包容。二硫键同样也是蛋白质形成三级结构的原因之一，多肽链中含有半胱氨酸时，在不同位置的半胱氨酸中，R 集团的硫原子就会相互联系，形成二硫键。角蛋白的三级结构主要由二硫键所形成和维持。

蛋白质的空间结构还可能有第四级，也就是它的四级结构。能够形成四级结构的蛋白质通常拥有好几条多肽链，多肽链之间通过氢键、二硫键或者相反电性之间的相互作用而联系在一起，形成

四级结构。举个例子，血红蛋白由4个多肽链构成，这4个多肽链通过氢键联系在一起形成血红蛋白的四级结构（见图 3-21d）。血红蛋白的四个多肽链，每一个多肽链都包含有一个含铁元素被称为血红素的有机物分子（如图 3-21c 和 d 中的红点），每一个血红素分子都可以携带一个氧气分子（也就是两个氧原子），这就是血红蛋白可以进行氧气输送的原因。



▲图 3-21 蛋白质的四级结构 如图所举的例子，血红蛋白是血液中红细胞的载氧蛋白。图中红色的点表示含有铁元素的血红素，它可以结合氧分子。



◀图 3-22 蚕丝蛋白的折叠结构 (a) 在一个折叠片中，一条多肽链反复重复，然后折叠形成风琴褶样的结构，折叠的相邻部分通过氢键相互靠近联系，而 R 基团则轮流出现在折叠片的上部和下部。(b) 蚕丝蛋白是通过一些空间结构可变的部分连接着折叠片，折叠片不能拉伸延展，空间结构可变的部位可以拉伸，所以，蚕丝蛋白具有一定的柔韧性。

有很多蛋白质，比如酶或者激素，需要与许多其他的分子一起作用，行使功能。因为它们的生物功能分工极其精准和具体，所以，它们的三维结构决定了它们只会和一些具有特定结构的分

子之间发生相互作用，就像是一把钥匙配一把锁一样。科学家发现，很多蛋白质的结构都是可以发生变化的，除了它们的一级结构，也就是氨基酸序列不会发生变化。一些空间结构可以发生变化的蛋白质或者蛋白质的某个部分，可以和不同的分子发生相互作用，这就像是万能钥匙可以开好几把锁一样。有一些起到结构骨架功能的蛋白质，比如蚕丝蛋白（见图 3-22b），通过一些空间结构可变的部位连接折叠结构，这就保证了蚕丝蛋白可以发生拉伸延展。虽然大部分蛋白质的具体空间结构还不是很清楚，但是，科学家尤其是分子生物学和信息学的专家预测，人类机体中有三分之一左右的蛋白质本身或其某个、某些部分的空间结构可以发生变化。

3.5.4 蛋白质的功能与其三维立体结构相关

对于蛋白质来讲，它拥有的不同 R 基团氨基酸的数目和确切位置决定了这个蛋白质的三维立体结构，同时决定了这个蛋白质的功能。比如血红蛋白，拥有特定 R 基团的氨基酸必须精准地出现在特定的位置，才能与含铁元素的血红素相连接，从而起到载氧的功能。相反，血红蛋白分子外部呈现极性的氨基酸，使血红蛋白分子不会溶解在红细胞内的水性环境中。因此，血红蛋白的一个氨基酸发生了突变，只要突变过后的氨基酸仍然是疏水的，对血红蛋白功能的影响就不大；如果突变后的氨基酸是亲水的，对血红蛋白功能的影响就是毁灭性的（在人类中，这种疾病称为镰刀形贫血病，罹患这种疾病的病人非常痛苦，可能会威胁到生命。这些内容将在第 10 章和第 12 章中讲到）。

蛋白质的变性指的是蛋白质的三维立体结构发生根本性的变化，仅有一级结构也就是氨基酸序列没有发生变化。蛋白质变性之后，蛋白质的各级高级结构的作用就变得显而易见了。具体来说，变性的蛋白质，各种性质都会发生翻天覆地的变化，同时，不再具备变性前所行使的功能。举例来说，鸡蛋的蛋清中含有一种蛋白质叫做白蛋白。如果将鸡蛋煎熟，煎炸的热量使氢键打开，白蛋白的二级和三级结构遭到破坏，这时，白蛋白变浑浊，最后变为固态。变性后的白蛋白就不能作为孵化小鸡的能量物质了，所以，熟鸡蛋不会孵出小鸡。再举一个例子，我们头发中的角蛋白在烫染之后也会发生变性，对毛发产生不可逆的伤害。人类通过运用热能、紫外线或者呈现强酸性和高渗性的溶液，将细菌和病毒的蛋白质变性，从而起到杀毒灭菌的作用。比如，听装的食物一般是通过高温来消毒的，水源一般通过紫外线来消毒，而我们常常吃的腌黄瓜则是通过用高盐和强酸性溶液浸泡，起到消毒和抑制细菌生长的作用。

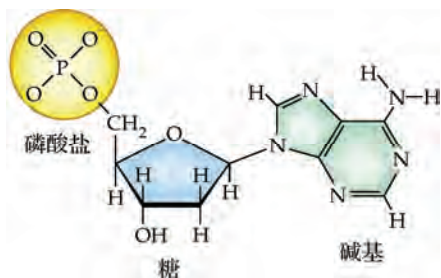
3.6 什么是核苷酸、什么是核酸？

核苷酸分子主要由三个部分构成：一个五碳糖、一个磷酸基团和一个含氮碱基。碱基是由碳原子和氮原子相连形成的环状结构，这个环状结构上的碳原子会连有一些官能团。科学家根据核苷酸分子中五碳糖的结构，将核苷酸人为地分为两类：脱氧核糖核苷酸和核糖核苷酸（见图 3-7）。脱氧核糖核苷酸的碱基有 4 个，分别是腺嘌呤、鸟嘌呤、胞嘧啶和胸腺嘧啶。而核糖核苷酸的碱基也有 4 个，分别是腺嘌呤、鸟嘌呤、胞嘧啶和尿嘧啶。腺嘌呤和鸟嘌呤是双环结构，胞嘧啶、胸腺嘧啶和尿嘧啶是单环结构（见图 3-25）。图 3-23 中给出了腺嘌呤脱氧核糖核苷酸的具体分子结构。核苷酸的功能多种多样，可以作为能量储存的载体、胞内信号转导的信使，或者作为核酸的一个单体，这个在接下来会讲到。

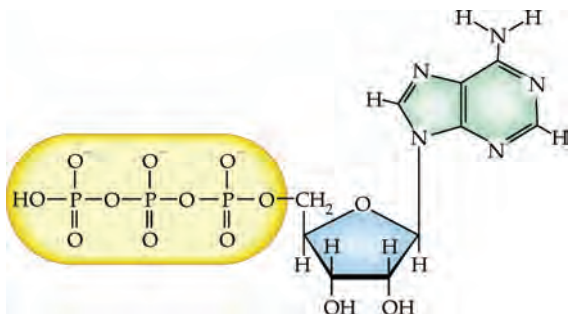
3.6.1 核苷酸可以作为能量储存的载体，也可以作为胞内信号转导的信使

三磷酸腺苷，也就是俗称的 ATP，是一种含有三个磷酸基团的核糖核苷酸（见图 3-24）。

在细胞中，当储能物质，比如葡萄糖分子，分解释放能量时，通常会反应生成 ATP。ATP 将能量储存在它的磷酸基团之间的高能磷酸键中。当最外面的磷酸基团脱去时，释放大量的能量，这些能量供给细胞用于进行其他耗能反应，比如将氨基酸合成蛋白质。



▲图 3-23 脱氧核糖核苷酸



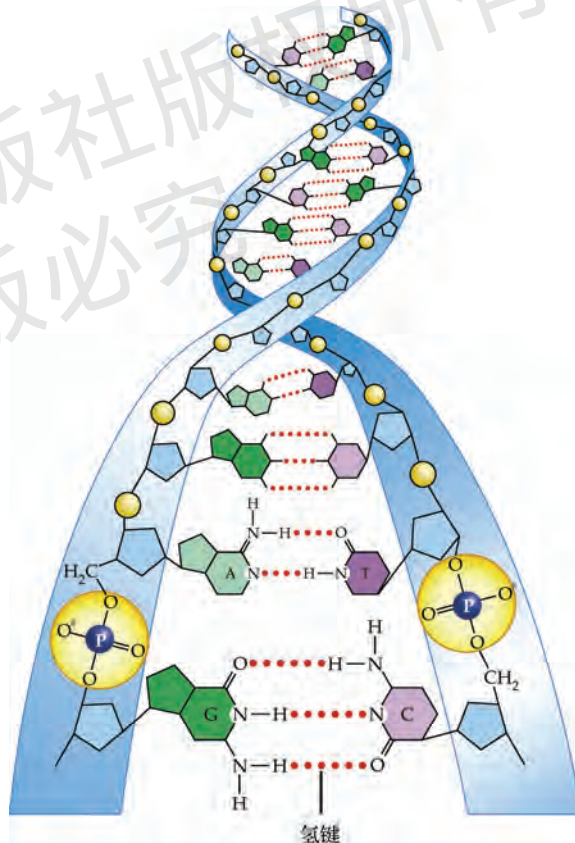
▲图 3-24 载能分子 ATP

有一种核糖核苷酸叫做环磷酸腺苷 (cAMP)。cAMP 通常是作为细胞内的第二信使分子存在的。很多荷尔蒙是通过活化 cAMP 紧接着启动一系列下游反应来发挥作用的。

有的核苷酸，比如 NAD^+ 和 FAD ，其主要功能是电子载体，因为它们能够以高能电子的形式传递能量。它们含有能量和高能电子可以用来进行 ATP 的合成（关于这类核苷酸，在第 6 章到第 8 章中会再次讲到）。

3.6.2 DNA 和 RNA 都是核酸，它们是遗传物质

通过脱水反应，可以将单个的核苷酸（也就是核苷酸单体）串联起来，这种核苷酸的多聚物称为核酸。在核酸中，一个核苷酸单体的磷酸基团中的氧原子和下一个核苷酸单体的五碳糖通过共价键相连。脱氧核糖核苷酸的多聚物称为脱氧核糖核酸，也就是 DNA。一个 DNA 分子可以含有数以百万计的脱氧核糖核苷酸单体（见图 3-25）。所有细胞的细胞核中都含有 DNA 分子。一个 DNA 分子是由两条脱氧核糖核苷酸长链构成的，这两条长链通过氢键相互环绕形成双螺旋结构（见图 3-24）。DNA 的核苷酸序列，就好像是生物中的词汇一样，通过这些词汇所蕴含的信息，可以指导每个生物体内蛋白质的合成。核糖核苷酸的单链称为核糖核酸，也就是 RNA。它们通常以 DNA 为模板进行复制，直接指导蛋白质的合成（这部分内容在第 11 章和第 12 章中会讲到）。



▲图 3-25 脱氧核糖核酸 就像两条相互环绕的环形楼梯一样，DNA 分子是通过氢键联系的双螺旋结构。它的氢键主要是在相对的两条核苷酸链中的碱基之间形成的。在图中，碱基用它们的大写首字母来表示：A 为腺嘌呤，T 为胸腺嘧啶，C 为胞嘧啶，G 为鸟嘌呤。