



“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材

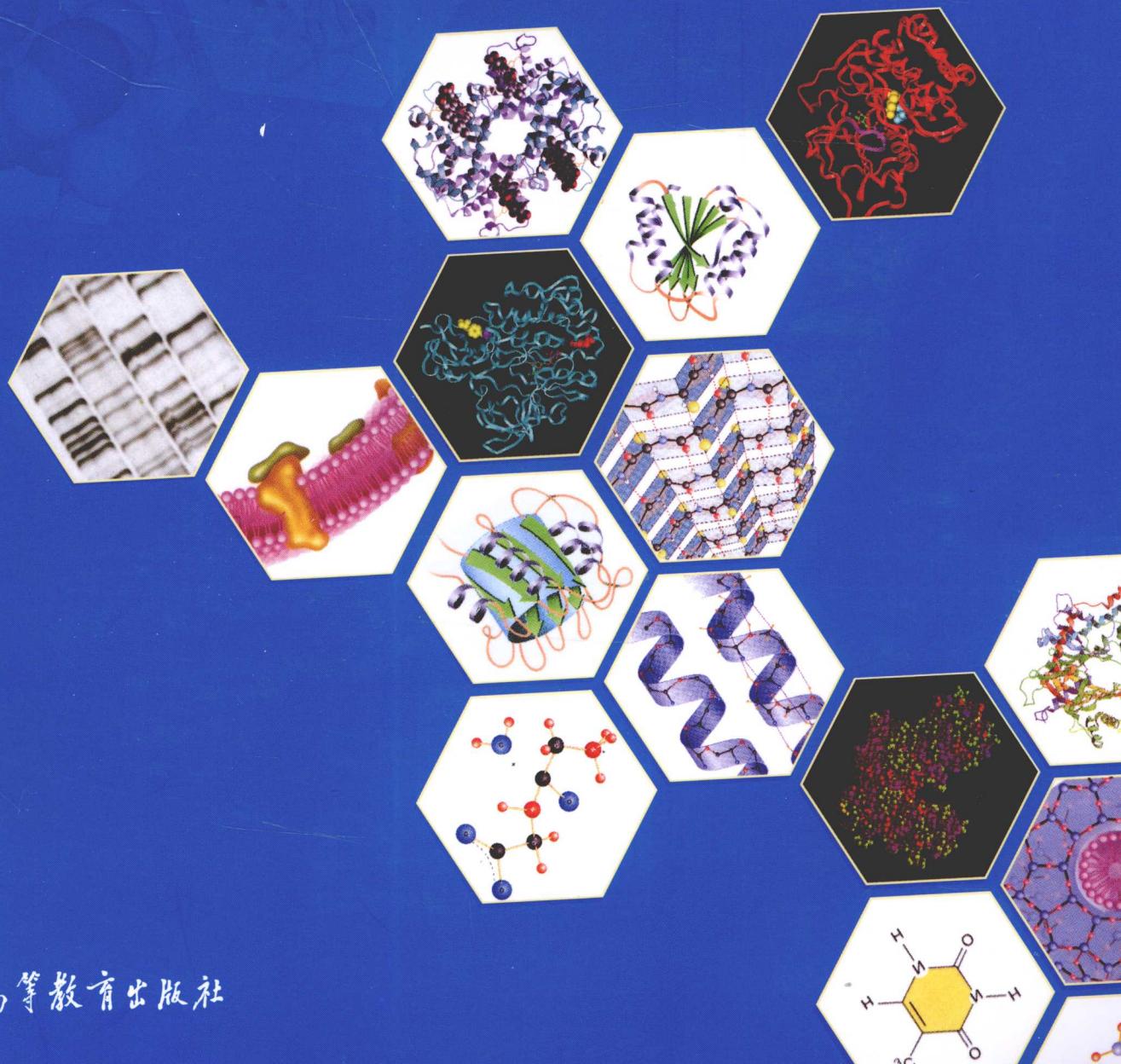


iCourse · 教材

生物化学简明教程

第5版

主编 张丽萍 杨建雄



高等教育出版社



“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材

SHENGWUHUAXUE JIANMING JIAOCHENG

生物化学简明教程

第5版

主 编 张丽萍 杨建雄

编 者 张丽萍 杨建雄 鲁心安 李 森
周义发 俞嘉宁 田英芳

高等教育出版社·北京

内容提要

本书被列入首批“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材。全书共分16章，围绕生物化学的基本原理和概念，重点阐述了蛋白质、核酸、糖类、脂质、酶、维生素的结构和功能，新陈代谢及生物氧化的基本规律，糖类、脂质、核苷酸、氨基酸的分解与合成代谢及物质代谢的调节控制，DNA、RNA、蛋白质的生物合成及遗传信息传递的调控机制。为便于初学者学习，在绪论一章概要地介绍了生物化学的研究内容、蛋白质和核酸的研究历程和生物化学的学习方法，并在各章末附本章小结和文献导读。

本书数字课程(<http://abook.hep.com.cn/43311>)与纸质教材紧密配合，包含教学课件、科学史话、知识扩展及习题解析与自测等多项教学资源，丰富生物化学知识呈现形式，为学生学习提供思考与探索的空间。

本书由东北师范大学、陕西师范大学、华东师范大学及北京师范大学多位长期讲授生物化学的教授联合编写，力求传承《生物化学简明教程》内容简明、重点突出、科学性强和适用面广的特色，同时注重反映生物化学研究领域近年取得的最新成果。可供高等院校生命科学类专业本科生作为教材使用，也可供中学生物学教师和科技工作者参考。

图书在版编目(CIP)数据

生物化学简明教程 / 张丽萍，杨建雄主编. --5 版. -- 北京：高等教育出版社，2015.8

ISBN 978-7-04-043311-1

I. ①生… II. ①张… ②杨… III. ①生物化学 - 高等学校 - 教材 IV. ①Q5

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2015) 第 187110 号

策划编辑 王 莉 高新景 责任编辑 高新景 封面设计 张 楠 责任印制 朱学忠

出版发行	高等教育出版社	网 址	http://www.hep.edu.cn
社 址	北京市西城区德外大街4号		http://www.hep.com.cn
邮 政 编 码	100120	网上订购	http://www.landraco.com
印 刷	高教社(天津)印务有限公司		http://www.landraco.com.cn
开 本	889mm×1194mm 1/16		
印 张	23.25	版 次	1981 年 12 月第 1 版
字 数	650 千字		2015 年 8 月第 5 版
购书热线	010-58581118	印 次	2015 年 12 月第 2 次印刷
咨询电话	400-810-0598	定 价	43.60 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换

版权所有 侵权必究

物 料 号 43311-00

数字课程 (基础版)

生物化学

简明教程

(第5版)

主编 张丽萍 杨建雄

登录方法:

1. 访问<http://abook.hep.com.cn/43311>, 点击页面右侧的“注册”。已注册的用户直接输入用户名和密码, 点击“进入课程”。
2. 点击页面右上方“充值”, 正确输入教材封底的明码和密码, 进行课程充值。
3. 已充值的数字课程会显示在“我的课程”列表中, 选择本课程并点击“进入课程”即可进行学习。

自充值之日起一年内为本数字课程的有效期
使用本数字课程如有任何问题
请发邮件至: lifescience@pub.hep.cn

The screenshot shows the digital course login interface. At the top left is a logo of a stylized 'A' with '数字' written vertically next to it. To its right is a circular seal with the text '十二五' and '普通高等教育本科国家级规划教材'. Below these are the title '生物化学简明教程 (第5版)' and the authors '主编 张丽萍 杨建雄'. To the right of the title are several small hexagonal images related to biology. At the bottom of the page, there is a form for entering login information: '用户名' (Username) with an input field, '密码' (Password) with an input field, '验证码' (Captcha) with an input field containing '4374', and a '进入课程' (Enter Course) button. Below this form are four navigation links: '内容介绍' (Content Introduction), '纸质教材' (Physical Textbook), '版权信息' (Copyright Information), and '联系方式' (Contact Information). A large text box in the center contains a paragraph about the course's features, mentioning '知识扩展', '科学史话', '习题解析与自测', and '教学课件'. At the very bottom of the page is the publisher's name '高等教育出版社'.

<http://abook.hep.com.cn/43311>

第5版前言

《生物化学简明教程》第1版和第2版由北京师范大学、华东师范大学、东北师范大学的聂剑初、吴国利、张翼伸、杨绍钟、刘鸿铭5位教授编写，分别在1981年和1986年由高等教育出版社出版。第3版由罗纪盛、张丽萍、杨建雄、秦德安、高天慧、颜卉君、鲁心安修订，于1999年出版。第4版由张丽萍、杨建雄、鲁心安、李森和周义发在第3版基础上重新编写，张丽萍和杨建雄任主编，于2009年出版。该教程由于内容简明扼要、条理清晰、重点突出、科学性强、适用面广而深受广大师生的欢迎，成为很多高校的首选教材。

2012年，《生物化学简明教程》被列入首批“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材。我们根据近年教学改革和教学条件的发展变化，组织了教材的第4次修订，主要包括：①纸质教材传承简明和重点突出的特色，保持教材的基本框架不变。根据学科的最新进展，更新了部分内容。②为使本教材重点更加突出，将资料性质的表格和部分难度较大的内容转移到配套数字课程，纸质教材进一步凝练语言。③第5版制作了内容充实的配套数字课程，读者可用本教材提供的路径在线学习，用以满足教学需求和提高学习效率。数字课程包括4个部分：①“知识扩展”，共215条，约41万字，介绍纸质教材未能详述的一些专业知识及其应用状况，一些重要的研究方法和学科的一些新进展。图文并茂，内容充实，文字简明通俗，可供师生阅读，也可供一些学校选择其中的部分内容用于教学，进一步扩大本教材的适用范围。②“科学史话”，约22万字，介绍了180多位科学家的生平和学术成就，有助于提高学生科学思维的能力和敬业精神，相信一些感人至深的生动故事有助于提高学生的科学素养。③“习题解析与自测”，包括填空、判断、选择、名词解释、简答题、分析和计算题等题型，约12万字，难度适中，可帮助学生提高分析问题和解决问题的能力。④“教学课件”，主要依据纸质教材制作，广大师生可以用于在线教学和复习。

本教材第5版的第1章、第4章、第8章、第9章由东北师范大学张丽萍编写，第3章、第12章、第13章、第14章由陕西师范大学杨建雄编写，第10章、第11章、第15章、第16章由华东师范大学鲁心安编写，第6章和第7章由北京师范大学李森编写，第2章和第5章由东北师范大学周义发编写。配套数字课程中的“科学史话”和“习题解析与自测”主要由陕西师范大学俞嘉宁编写制作，“知识扩展”和“教学课件”主要由陕西师范大学田英芳编写制作。

编者虽然花费很大的精力，但由于水平所限，不妥之处在所难免，恳请广大师生提出宝贵意见并给予批评指正。

《生物化学简明教程》历时30多年，得益于各版本编者的精心写作，以及高等教育出版社历任编辑的精心编辑和制作，更得益于广大读者的喜爱和支持。在第5版问世之际，向编写《生物化学简明教程》各版本的前辈们致敬；感谢高等教育出版社王莉副编审和高新景编辑对编写工作的多方面支持；感谢东北师范大学魏民教授对教材进行全面、认真的审阅，并提出了许多中肯的修改建议；感谢使用本教材的广大师生和读者！

张丽萍 杨建雄

2015年元月

郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其行为人将承担相应的民事责任和行政责任；构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人进行严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

反盗版举报电话 (010) 58581897 58582371 58581879

反盗版举报传真 (010) 82086060

反盗版举报邮箱 dd@hep.com.cn

通信地址 北京市西城区德外大街4号 高等教育出版社法务部

邮政编码 100120

短信防伪说明

本图书采用出版物短信防伪系统，用户购书后刮开封底防伪密码涂层，将16位防伪密码发送短信至106695881280，免费查询所购图书真伪。

反盗版短信举报

编辑短信“JB，图书名称，出版社，购买地点”发送至10669588128

短信防伪客服电话

(010) 58582300

目 录

1 绪论	001
1.1 生物化学的内容	002
1.2 生物化学的产生与发展	003
1.3 生物化学的知识框架和学习方法	003
1.3.1 生命物质主要元素组成的规律	004
1.3.2 生物大分子组成的共同规律	004
1.3.3 物质代谢和能量代谢的规律	005
1.3.4 生物界遗传信息传递的规律	007
2 蛋白质	009
2.1 蛋白质的分类	010
2.1.1 根据分子形状分类	010
2.1.2 根据化学组成分类	010
2.1.3 根据功能分类	012
2.2 蛋白质的组成单位——氨基酸	013
2.2.1 氨基酸的结构通式	013
2.2.2 氨基酸的分类	013
2.2.3 氨基酸的理化性质	017
2.3 肽	022
2.3.1 肽的结构	022
2.3.2 生物活性肽的功能	024
2.3.3 生物活性肽的来源	026
2.3.4 生物活性肽的应用	027
2.4 蛋白质的结构	027
2.4.1 蛋白质的一级结构	028
2.4.2 蛋白质的空间结构	028
2.5 蛋白质结构与功能的关系	036
2.5.1 蛋白质一级结构与功能的关系	036
2.5.2 蛋白质构象与功能的关系	037
2.6 蛋白质的性质与分离、分析技术	038
2.6.1 蛋白质的性质	038
2.6.2 蛋白质的分离和分析技术	042
2.6.3 蛋白质分子中氨基酸序列的确定	043
3 核酸	049
3.1 核酸的组成成分	050
3.1.1 戊糖	050
3.1.2 含氮碱	050
3.1.3 核苷	051
3.1.4 核苷酸	052
3.2 核酸的一级结构	054
3.3 DNA 的二级结构	055
3.3.1 DNA 双螺旋结构模型的实验依据	055
3.3.2 DNA 双螺旋结构模型的要点	056
3.3.3 DNA 二级结构的其他类型	058
3.4 DNA 的高级结构	061
3.4.1 环状 DNA 的超螺旋结构	061
3.4.2 真核生物染色体的结构	062
3.5 DNA 和基因组	064
3.5.1 基因和基因组的概念	064
3.5.2 病毒和细菌基因组的特点	064
3.5.3 真核生物基因组的特点	065
3.6 RNA 的结构和功能	067
3.6.1 tRNA	067
3.6.2 rRNA	068
3.6.3 mRNA 和 hnRNA	069
3.6.4 snRNA 和 snoRNA	069
3.6.5 asRNA 和 RNAi	069
3.6.6 非编码 RNA 的多样性	070
3.7 核酸的性质和研究方法	071
3.7.1 一般理化性质	071
3.7.2 紫外吸收性质	072
3.7.3 核酸结构的稳定性	072
3.7.4 核酸的变性	073

3.7.5 核酸的复性	074	5.3.2 几种重要的甘油磷脂	104
3.7.6 核酸分子杂交和 DNA 芯片	075	5.4 鞘脂类	104
3.7.7 DNA 的化学合成	075	5.4.1 鞘磷脂类	105
3.8 核酸的序列测定	076	5.4.2 脑苷脂类	105
3.8.1 链终止法测序技术	076	5.4.3 神经节苷脂	105
3.8.2 新一代高通量测序技术	076	5.5 类固醇	106
4 糖类	081	5.6 生物膜	107
4.1 单糖	082	5.6.1 细胞中的膜系统	107
4.1.1 单糖的构型	082	5.6.2 生物膜的化学组成	107
4.1.2 单糖的结构	083	5.6.3 生物膜的结构	109
4.1.3 单糖的构象	083		
4.2 重要单糖及其衍生物	085	6 酶	114
4.3 寡糖	087	6.1 酶的概念与特点	115
4.4 多糖	088	6.1.1 酶的概念	115
4.4.1 淀粉	089	6.1.2 酶的特点	115
4.4.2 糖原	089	6.2 酶的化学本质与组成	116
4.4.3 纤维素	090	6.2.1 酶的化学本质	116
4.4.4 半纤维素	091	6.2.2 酶的化学组成	116
4.4.5 琼脂	091	6.2.3 酶的类型	117
4.4.6 壳多糖	091	6.3 酶的命名与分类	118
4.4.7 右旋糖酐	092	6.3.1 酶的命名	118
4.4.8 糖胺聚糖	092	6.3.2 酶的分类	118
4.5 糖复合物	094	6.4 酶的专一性	120
4.5.1 糖蛋白与蛋白聚糖	094	6.4.1 酶专一性的类型	120
4.5.2 糖脂与脂多糖	095	6.4.2 酶专一性的学说	120
4.6 糖类研究方法	096	6.5 酶的作用机制	121
5 脂质和生物膜	099	6.5.1 酶的活性部位	122
5.1 三酰甘油	100	6.5.2 酶与底物复合物的形成	123
5.1.1 三酰甘油的结构	100	6.5.3 酶具有高催化效率的分子机制	124
5.1.2 三酰甘油的理化性质	100	6.5.4 酶作用机制的实例	126
5.2 脂肪酸	101	6.6 酶促反应动力学	127
5.2.1 脂肪酸的种类	101	6.6.1 酶促反应速率的概念	128
5.2.2 天然脂肪酸的结构特点	101	6.6.2 底物浓度对酶促反应速率的影响	129
5.2.3 必需脂肪酸	102	6.6.3 酶促反应的动力学方程式	129
5.2.4 类二十碳烷和蜡	102	6.7 影响酶促反应速率的因素	132
5.3 磷脂	103	6.7.1 抑制剂的影响	132
5.3.1 甘油磷脂	103	6.7.2 温度的影响	134
		6.7.3 pH 的影响	135
		6.7.4 激活剂的影响	136

6.8 酶活性的调节	136	8.2 生物氧化	173
6.8.1 酶活性的调节方式	136	8.2.1 生物氧化的特点	173
6.8.2 酶的别构调控	136	8.2.2 呼吸链的组成及电子传递顺序	174
6.8.3 可逆的共价修饰调节	139	8.2.3 氧化磷酸化作用	179
6.8.4 酶原的激活	140	8.2.4 胞质中 NADH 的跨膜运转	182
6.9 核酶、抗体酶与同工酶	141	 	
6.9.1 核酶	141	 	
6.9.2 抗体酶	142	 	
6.9.3 同工酶	142	 	
6.10 酶的研究方法与酶工程	143	 	
6.10.1 酶活力的测定方法	143	 	
6.10.2 酶的分离纯化	145	 	
6.10.3 酶工程	146	 	
 7 维生素和辅酶	151	 9 糖代谢	186
7.1 脂溶性维生素	152	9.1 多糖和低聚糖的酶促降解	187
7.1.1 维生素 A	152	9.1.1 淀粉与糖原的酶促水解	187
7.1.2 维生素 D	152	9.1.2 纤维素的酶促水解	187
7.1.3 维生素 E	153	 9.2 糖的分解代谢	188
7.1.4 维生素 K	154	9.2.1 糖酵解	188
7.2 水溶性维生素	155	9.2.2 糖的有氧分解	197
7.2.1 维生素 B ₁ 和硫胺素焦磷酸	155	9.2.3 乙醛酸循环——三羧酸循环支路	203
7.2.2 维生素 B ₂ 和黄素辅酶	156	9.2.4 戊糖磷酸途径	204
7.2.3 泛酸和辅酶 A	156	9.2.5 葡糖醛酸代谢途径	208
7.2.4 维生素 PP 和烟酰胺辅酶	157	 9.3 糖的合成代谢	209
7.2.5 维生素 B ₆ 和 B ₆ 辅酶	158	9.3.1 糖原的合成	210
7.2.6 生物素和羧化酶辅酶	159	9.3.2 蔗糖的合成	211
7.2.7 叶酸和叶酸辅酶	160	9.3.3 淀粉的合成	211
7.2.8 维生素 B ₁₂ 和 B ₁₂ 辅酶	160	9.3.4 糖异生作用	213
7.2.9 硫辛酸	161	 10 脂质代谢	217
7.2.10 维生素 C	162	 10.1 脂质的酶促水解	218
 8 新陈代谢总论与生物氧化	165	10.1.1 三酰甘油的酶促水解	218
8.1 新陈代谢总论	167	10.1.2 磷脂的酶促水解	218
8.1.1 新陈代谢的研究方法	167	10.1.3 胆固醇酯的酶促水解	219
8.1.2 生物体能量代谢的基本规律	168	 10.2 三酰甘油的分解代谢	219
8.1.3 高能化合物与 ATP 的作用	169	10.2.1 甘油的氧化	220
8.1.4 磷酸肌酸是高能磷酸键的贮存形式	172	10.2.2 脂肪酸的 β -氧化作用	220
8.1.5 辅酶 A 的递能作用	172	10.2.3 脂肪酸氧化的其他途径	223
		10.2.4 酮体的生成和利用	225
		 10.3 三酰甘油的合成代谢	227
		10.3.1 甘油-3-磷酸的生物合成	227
		10.3.2 脂肪酸的生物合成	227
		10.3.3 三酰甘油的合成	231
		 10.4 磷脂的代谢	233
		10.5 胆固醇的代谢	234

11 蛋白质的降解和氨基酸代谢	239	12.5.3 辅酶 A 的合成	275
11.1 蛋白质的酶促降解	240		
11.1.1 细胞内蛋白质的降解	240		
11.1.2 外源蛋白的酶促降解	241		
11.2 氨基酸的分解代谢	242		
11.2.1 氨基酸的脱氨基作用	242		
11.2.2 氨基酸的脱羧基作用	246		
11.2.3 氨的代谢去路	247		
11.2.4 α -酮酸的代谢去路	252		
11.3 氨基酸合成代谢	253		
11.3.1 氨基酸合成途径的类型	253		
11.3.2 氨基酸代谢与一碳单位	255		
11.3.3 氨基酸与某些重要生物活性物质的合成	257		
12 核苷酸代谢	260		
12.1 核苷酸的分解	261		
12.1.1 嘌呤核苷酸的分解	261		
12.1.2 嘧啶核苷酸的分解	263		
12.2 核苷酸的生物合成	264		
12.2.1 核苷酸生物合成的概况	264		
12.2.2 嘌呤核苷酸的从头合成	264		
12.2.3 嘧啶核苷酸的从头合成	267		
12.2.4 核苷三磷酸的合成	268		
12.2.5 脱氧核苷酸的合成	269		
12.2.6 胸苷酸的合成	269		
12.2.7 核苷酸的补救合成	269		
12.3 核苷酸生物合成的调节	271		
12.3.1 嘌呤核苷酸生物合成的调控	271		
12.3.2 嘧啶核苷酸生物合成的调控	272		
12.4 核苷酸合成的抗代谢物	272		
12.4.1 嘌呤类似物	273		
12.4.2 嘧啶类似物	273		
12.4.3 核苷类似物	273		
12.4.4 谷氨酰胺和天冬氨酸类似物	273		
12.4.5 叶酸类似物	274		
12.5 辅酶核苷酸的生物合成	275		
12.5.1 烟酰胺核苷酸的合成	275		
12.5.2 黄素核苷酸的合成	275		
13 DNA 的生物合成	277		
13.1 DNA 复制的概况	278		
13.1.1 DNA 的半保留复制	278		
13.1.2 DNA 复制的起点和方向	279		
13.2 原核生物 DNA 的复制	280		
13.2.1 参与原核生物 DNA 复制的酶和蛋白质	280		
13.2.2 大肠杆菌 DNA 复制的起始	284		
13.2.3 DNA 链的延伸	285		
13.2.4 复制的终止	286		
13.3 真核生物 DNA 的复制	287		
13.3.1 参与真核生物 DNA 复制的酶和蛋白质	287		
13.3.2 真核生物 DNA 复制的过程	288		
13.3.3 真核生物 DNA 复制的特点	289		
13.4 逆转录作用	291		
13.5 DNA 的损伤与修复	292		
13.5.1 DNA 损伤的产生	292		
13.5.2 DNA 损伤的修复	293		
13.6 DNA 重组和克隆	294		
13.6.1 DNA 重组	294		
13.6.2 DNA 克隆	295		
14 RNA 的生物合成	301		
14.1 RNA 生物合成的概况	302		
14.2 原核生物的转录	303		
14.2.1 原核生物的 RNA 聚合酶	303		
14.2.2 原核生物转录的起始	304		
14.2.3 原核生物 RNA 链的延伸	305		
14.2.4 原核生物转录的终止	305		
14.3 真核生物的转录	306		
14.3.1 真核生物的 RNA 聚合酶	306		
14.3.2 真核生物转录的过程	307		
14.3.3 真核生物转录的终止	310		
14.4 原核生物和真核生物转录调控的特点	310		
14.5 转录的选择性抑制	311		
14.6 转录产物的加工	311		
14.6.1 内含子剪接的四种类型	311		
14.6.2 rRNA 前体的加工	312		

14.6.3 .tRNA 前体的加工	313	15.5 蛋白质的定向转运	336
14.6.4 mRNA 前体的加工	314	15.6 蛋白质合成的抑制剂	337
14.6.5 RNA 编辑	318	15.7 寡肽的生物合成	338
14.7 RNA 的复制	318	16 物质代谢的调节控制	341
14.8 无模板的 RNA 合成	319	16.1 物质代谢的相互联系	342
15 蛋白质的生物合成	322	16.2 分子水平的调节	343
15.1 蛋白质合成体系	323	16.2.1 酶活性的调节	343
15.1.1 mRNA	323	16.2.2 基因表达的调节	345
15.1.2 核糖体	327	16.3 细胞水平的调节	349
15.1.3 tRNA	328	16.4 多细胞整体水平的调节	349
15.2 蛋白质的合成过程	329	16.4.1 激素对代谢的调节	350
15.2.1 氨基酸的活化	329	16.4.2 神经系统对代谢的调节	351
15.2.2 活化氨基酸的转运	329	主要参考书目	353
15.2.3 肽链合成的起始	330	索引	354
15.2.4 肽链合成的延长	332		
15.2.5 肽链合成的终止	334		
15.3 蛋白质合成后的加工	335		
15.4 蛋白质合成所需的能量	336		

1

绪论

- 1.1 生物化学的内容
- 1.2 生物化学的产生与发展
- 1.3 生物化学的知识框架和学习方法
 - 1.3.1 生命物质主要元素组成的规律
 - 1.3.2 生物大分子组成的共同规律
 - 1.3.3 物质代谢和能量代谢的规律
 - 1.3.4 生物界遗传信息传递的规律

1.1 生物化学的内容

生物界是一个多层次的复杂结构体系，历经数亿年的发展变化，在生物的个体和群体层面，从微生物到人类，地球上大约200万种生物呈现出绚丽多彩、姿态万千的生命世界（图1-1）。生老病死，喜怒哀乐，种瓜得瓜，种豆得豆等各种神奇的生命现象一直吸引着人们上下求索，渴望知道生命是什么？自20世纪起，生命科学跨入了迅猛发展的时代，成为自然科学的前沿领域。生态学、细胞生物学、遗传学、发育生物学、神经生物学、生物化学、分子生物学等学科运用各种技术手段，从群体、个体、细胞等多层次、多侧面地去探求生命的奥秘，其中的生物化学是在分子水平揭示生物体深层次内在规律的学科。

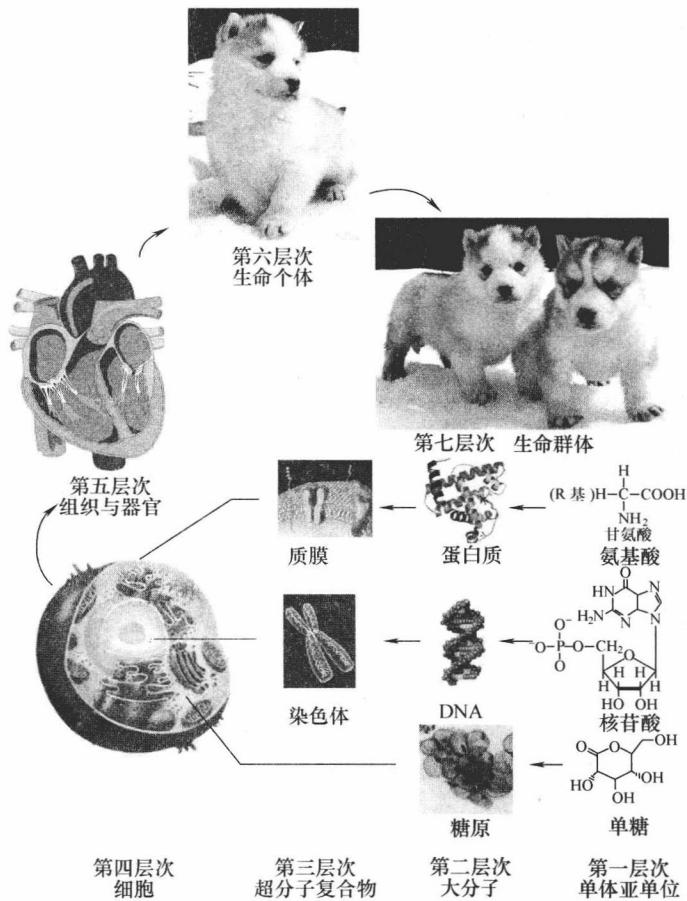


图1-1 生命机体的结构层次

生物化学（biochemistry）顾名思义是研究生物体的化学，是研究生物体分子组成及变化规律的基础学科，是对生命现象最为基础、最为深入的分子水平的机制探讨。其研究范畴主要包括：①生物体的化学组成，生物分子的结构、性质及功能。②生物分子的分解与合成，反应过程中的能量变化，及新陈代谢的调节与控制。③生物信息分子的合成及其调控，也就是遗传信息的贮存、传递和表达。

生物化学旨在从分子水平上探索和解释生长、发育、遗传、记忆与思维等复杂生命现象的本质。

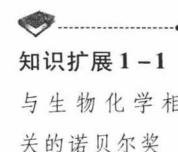
1.2 生物化学的产生与发展

生物化学的启蒙阶段可以追溯到人类早期对食物的选择和初步加工，但作为一个学科是在 19 世纪后才逐步形成的。1877 年德国医生 Hope-Sayler 首次提出 Biochemie 一词，但生物化学成为一门独立的学科是在 19 世纪末期至 20 世纪初期。

19 世纪有机化学和生理学的发展为研究生物体的化学组成和性质积累了丰富的知识和经验，由于生物化学对于人类能更好地生存和发展至关重要，从而吸引了众多科学家的关注和研究热情。20 世纪 50 年代之前，对生物体的物质组成已经有了相当深入的研究，在小分子方面，对维生素和激素的研究不但取得突出的理论成果，而且在医疗领域得到很好的应用，抗生素的研究极大地提高了医疗水平。在大分子方面，已经确定了各种生物大分子的基本结构。物质代谢研究的成就十分突出，生物体内各种基本的代谢途径多数是在 20 世纪 50 年代之前阐明的。但是，由于研究方法的限制，关于蛋白质和核酸等信息分子的序列分析和空间结构研究尚未取得重要突破。随着物理学、化学、数学等学科的渗透，20 世纪 50 年代之后，蛋白质和核酸的序列分析和空间结构研究突飞猛进，推动了生命科学的快速发展。遗传学、细胞生物学、发育生物学、神经生物学等相继进入了分子水平，由此诞生了分子生物学。随着计算机科学和信息科学的发展，生物化学与分子生物学的发展越来越快，已经深入到生命科学的各个领域。由于生物化学与分子生物学的内容十分广泛，用较短的篇幅介绍其发展史是很不容易的，本书将在各章概要介绍有关领域的发展史，并在配套数字课程“科学史话”部分简要介绍科学大师的动人故事和学术成就。希望能有助于提高学生科学思维的能力，有助于培养学生不畏劳苦、积极探索的敬业精神。

生物化学有辉煌的发展历史，迄今与生物化学相关的诺贝尔奖达 110 多项。学习这一方面的知识，了解生物化学发展的历史，可激励读者积极学习生物化学，愿意为生物化学乃至生命科学的进一步发展努力工作。

21 世纪的生物化学在人类探索癌症、艾滋病等威胁人类生存疾病的致病机制上，在有效治疗药物的研制上，在疑难病的临床诊断上，在利用生物工程技术改良抗寒、抗旱、抗病虫害等新作物品种上都发挥着越来越大的作用。生物化学为整个自然科学的发展、技术的进步带来了勃勃生机。



知识扩展 1-1
与生物化学相关的诺贝尔奖

1.3 生物化学的知识框架和学习方法

生物化学与多学科知识交叉，从分子水平研究极其复杂的生物体，揭示生命活动的深层次的内在规律，内容抽象而复杂。随着生命科学的飞速发展，生物化学的理论知识、研究方法、技术手段不断地推陈出新，日益呈现出高度综合化的发展趋势，这更增加了学习生物化学的难度。《生物化学简明教程》教材试图抛砖引玉，尽量用较少的篇幅介绍生物化学的基础知识，反映学科的新进展，给学生留出自主学习的空间。

怎样学好生物化学？是刚接触“生物化学”学生的普遍问题。

生物的种类虽然千差万别，生命现象虽然错综复杂，但是从分子水平上看，生命的物质组成及其变化规律有着惊人的一致性。生命的奥妙就在于用最基本的元素，最简单的方式，组合成了最复杂的系

统。建立对生命现象基本原理整体框架的认识，可以掌握生物化学知识结构的脉络，化繁为简有助于对生物化学知识的理解。

希望以下知识要点能起到一些导读的作用。

1.3.1 生命物质主要元素组成的规律

迄今为止，已经发现地球上天然存在的元素有 92 种。但在生物机体内，只有 碳 (C)、氢 (H)、氧 (O)、氮 (N)、磷 (P)、硫 (S) 6 种是主要组成元素，约占机体的 97.3%。钙 (Ca)、钾 (K)、钠 (Na)、氯 (Cl)、镁 (Mg) 在机体内也占有较大比例，这些元素被称为常量元素（含量 $\geq 0.01\%$ ）。一般把含量 $< 0.01\%$ 的称为微量元素 (trace element)，例如钒 (V)、镍 (Ni)、硼 (B)、锡 (Sn)、硅 (Si) 等。1995 年 FAO/WHO 将铁 (Fe)、碘 (I)、锌 (Zn)、锰 (Mn)、钴 (Co)、钼 (Mo)、铜 (Cu)、硒 (Se)、铬 (Cr)、氟 (F) 10 种元素列为人体不可缺少的必需微量元素。以上 26 种元素对于构成生物大分子的结构，对维持生物体的物质代谢、能量代谢及生命过程的各种生理功能起着至关重要的作用，称为生物体的必需元素 (essential element)。

生物分子均是含碳的有机化合物。生物在长期的进化过程中之所以选择碳作为主要的生命元素，是由于碳原子具有特殊的成键性质。碳原子最外层的 4 个电子可使碳形成 4 个共价键（图 1-2a）。包括碳与自身形成可以旋转的共价单键（图 1-2b）、不可旋转的共价双键（图 1-2c）和共价三键，使得碳骨架可形成线性、分支以及环状的多种多样的化合物。生物分子之所以复杂多变、种类繁多，正是由其碳骨架的复杂多变决定的。碳还可与 N、O 和 H 原子形成共价键，构成有特定化学性质的基团，碳的特殊的成键性质适应了生物大分子多样性的需要。

氮、氧、硫、磷元素构成了生物分子碳骨架上的氨

$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{基} (-\text{NH}_2) \text{、羟基} (-\text{OH}) \text{、羰基} (-\text{C}-) \text{、羧基} \\ (-\text{COOH}) \text{、巯基} (-\text{SH}) \text{、磷酸基} (-\text{PO}_4) \end{array}$

等功能基团。这些功能基团因氮、硫和磷有着可变的氧化数，以及氮和氧有着较强的电负性而与生命物质的许多关键作用密切相关。例如功能基团形成的氢键、离子键、范德华作用力等，对维持生物大分子空间结构起重要作用。

因为功能基团都是极性基团而具有亲水性，而水是生命活动不可缺少的媒介。蛋白质与核酸的两性解离与等电点、变性与复性、酶行使催化功能等都与功能基团的理化性质密切相关。

学习生物化学要具备较扎实的化学知识基础，所谓温故而知新，要经常复习并运用化学的原理去认识和理解一些生命现象。

1.3.2 生物大分子组成的共同规律

在生命机体中，生物分子极其多种多样，即使在简单而又微小的大肠杆菌中也含有大约 3 000 种不同的蛋白质和 1 000 种不同的核酸。

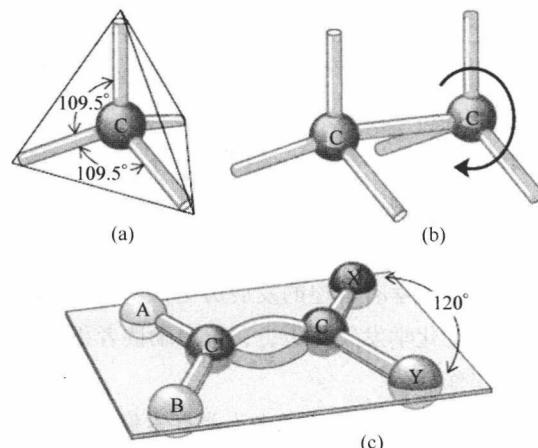


图 1-2 碳的几种成键方式

生物多样性与各种神奇的生命现象均是由蛋白质、核酸、糖类、脂质的复杂多变形成的。然而，这些复杂多变的生物大分子在结构上有着共同的规律性。

生物大分子均由相同类型的构件通过一定的共价键聚合成链状，其主链骨架呈现周期性重复。掌握其周期性重复的规律将有助于我们对生物大分子结构的学习。

构成蛋白质的构件分子是 20 种基本氨基酸，氨基酸之间通过肽键相连。肽链具有方向性（N 端→C 端），蛋白质主链骨架呈“肽单位”重复。核酸的构件分子是核苷酸，核苷酸通过 3'，5' - 磷酸二酯键相连，核酸链也具有方向性（5'→3'），核酸的主链骨架呈“磷酸 - 核糖（或脱氧核糖）”重复。构成脂质的构件分子是甘油、脂肪酸和一些其他取代基，其非极性烃长链也是一种重复结构。构成多糖的构件分子是单糖，单糖间通过糖苷键相连，淀粉、纤维素、糖原的糖链骨架均呈葡萄糖基的重复。

生物大分子主链的重复性是生物大分子稳定性的基础。

组成蛋白质的 20 种氨基酸的彼此差别在于 R 基的不同，氨基酸残基的磷酸化、糖基化、酯化，进一步扩大了氨基酸间的差别。英文字典中的 26 个字母以不同的数量，不同的排列组合方式即成为不同含义的英文单词。同样，核酸、蛋白质和糖类分子中的构件分子以不同的数量，不同的排列组合方式组合，成为携带不同生物信息的载体。

学习这部分知识要注意 2 点：①重视氨基酸及核苷酸等化学结构式的记忆，重要的结构式和化学反应式是生物化学的语言，对于理解生物大分子的结构、性质和功能以及分离纯化时所采取的技术原理都是十分重要的。例如，蛋白质和核酸为什么均有紫外吸收性质？因为蛋白质含有的苯丙氨酸、酪氨酸、色氨酸，核酸含有的嘌呤碱、嘧啶碱，这些物质都具有的共轭双键结构可吸收紫外光。②注重物质结构与其功能的对应关系，促进理解和记忆。如酶的特定结构决定了其催化功能，致密排列的纤维素使其有支撑和保护作用。

1.3.3 物质代谢和能量代谢的规律

新陈代谢是生命的特征。生物体内可发生数千种化学反应。生物体内新陈代谢的途径错综复杂，很像地图册中的交通网络图（图 1-3）。更加复杂的是，几乎每一个反应都有一个特定的酶催化，都伴随着能量的变化。每一个代谢途径都可以随着细胞的状态变化来调控，各个途径之间的交叉调控有条不紊。如此复杂的系统，会使初学者感到眼花缭乱无从下手。但仔细分析可以发现，生物体用最基本的化学反应、最简单的组合方式，构成了最复杂的反应系统。因此，掌握新陈代谢的基本规律和基本知识，也不是非常困难的事。

（1）新陈代谢的化学反应类型

新陈代谢中众多的化学反应归纳成几个反应类型：C—C 键的断裂和形成、分子重排反应（包括分子异构化、双键的移位及顺反重排）、构件分子间脱水缩合反应、基团转移反应（包括葡萄糖基转移、磷酸基转移、酰基转移、氨基转移）和氧化还原反应（包括电子转移、氢原子转移、直接与氧原子结合），其中以基团转移和氧化还原反应最为常见。

（2）三羧酸循环是新陈代谢的共同途径

参与新陈代谢的各种分子之间（少数除外）通常可以相互转换，其转换枢纽为三羧酸循环。三羧酸循环不仅是糖分解代谢的主要途径，也是其他生物大分子氧化分解的必经途径。

糖类、脂质、蛋白质、核酸首先在酶的作用下由大分子降解为小分子，即蛋白质依次降解为多肽→氨基酸；核酸降解为核酸的碎片→核苷酸；糖类依次降解为多糖碎片→单糖；脂质降解为甘油、脂肪酸等。有机物的碳骨架的氧化分解，是物质分解代谢的中心。脱氨后的氨基酸骨架、脂肪酸 β 氧化后形成

的乙酰辅酶 A，同样也是通过三羧酸循环彻底氧化分解成 CO_2 和 H_2O 。在新陈代谢网络图（图 1-3）中，位于中心的糖酵解和三羧酸循环被特殊加以标记即是这个道理。

熟练掌握三羧酸循环代谢历程及各类物质的关联环节（谷氨酸与 α -酮戊二酸、天冬氨酸与草酰乙酸、苯丙氨酸与丙酮酸、 α -甘油磷酸与磷酸二羟丙酮、脂肪酸氧化成乙酰辅酶 A 等），有助于初学者对整个生化代谢通路的整体把握。

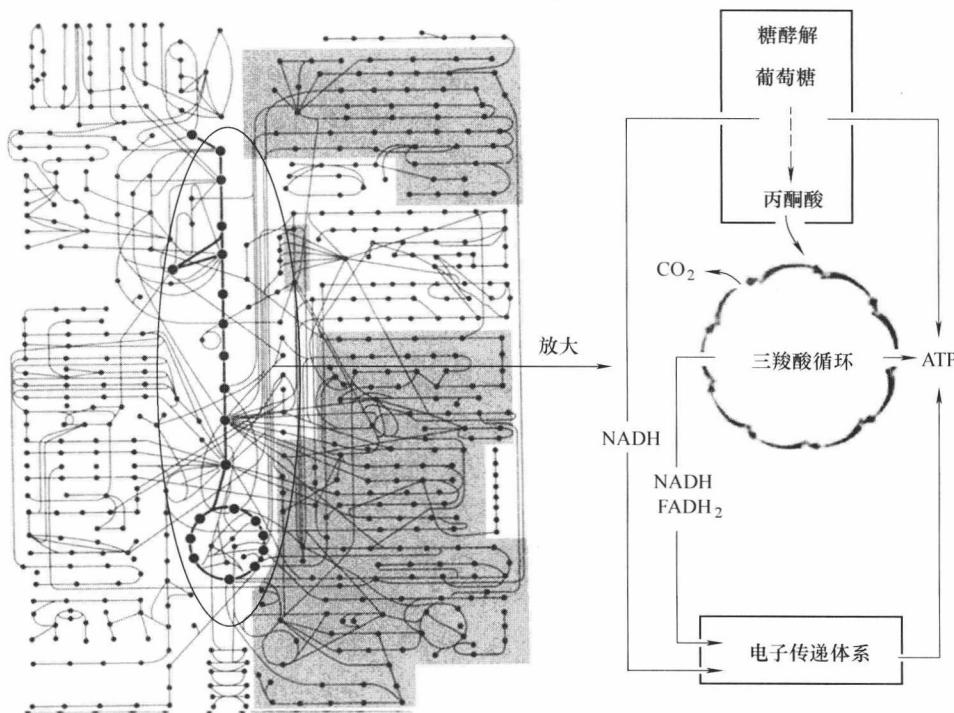


图 1-3 新陈代谢网络图

(3) 生物体内的合成代谢也有共同的规律性

① 由基本的结构单元构建生物大分子时，结构单元需先经过活化，这是生物大分子合成代谢的共同规律。

以葡萄糖为原料合成淀粉、糖原时，葡萄糖要活化成 ADPG 或 UDPG；以乙酰辅酶 A 为原料合成脂肪酸时，乙酰辅酶 A 要活化成丙二酰辅酶 A；合成 DNA、RNA 时，其结构单元 dNMP 和 NMP 要活化成 dNTP 和 NTP；以氨基酸为原料合成蛋白质时，氨基酸要活化为氨酰-tRNA。

② 生物大分子合成时均有一定的方向性，糖原合成时，链由还原端向非还原端方向延伸；脂肪酸合成时，链由甲基端向羧基端方向延伸；核酸合成时，链由 5' 端向 3' 端方向延伸；蛋白质合成时，肽链由 N 端向 C 端方向延伸。

(4) ATP 是所有生物体内能量的共同载体

在复杂的代谢网络中，伴随着物质代谢的过程，以 ATP 为载体的能量代谢也在持续不断地进行。

ATP 的生成可以通过底物水平磷酸化（底物的高能磷酸基团直接转移给 ADP 生成 ATP）和电子传递体系磷酸化进行。

电子传递体系磷酸化是糖类、蛋白质、脂质等生物大分子在细胞内进行生物氧化都要经历的一段终端氧化过程，代谢中间物脱氢生成还原型辅酶（NADH 和 FADH_2 ），再经电子传递链在传递过程中所释放的能量驱动 ADP 与 Pi 生成 ATP，这是生成 ATP 的主要方式。一般情况下，1 mol NADH 生成 2.5 mol