

生物化学

李明元 关统伟◇主编

SHENGWU
HUAXUE



科学出版社

生 物 化 学

李明元 关统伟 主 编
张 耕 副主编



科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

本书是适用于工程各学科的生物化学教材,如食品生物化学、环境生物化学、医学生物化学等,以传统生物化学的基础知识体系为主线,突出了“厚基础”的要求。重点介绍了工程实践中生物化学技术的基本原理和相关的应用实例,力争做到理论与生产实际相结合,以培养学生运用所学知识分析和解决实际问题的能力。本书有 14 章内容,包括生物膜的结构与物质运输、蛋白质化学、酶化学、核酸、糖化学、脂类、维生素与激素、生物氧化、糖类代谢、脂类代谢、蛋白质代谢和氨基酸降解、核酸降解与核苷酸代谢、蛋白质的生物合成、代谢调节控制。

本书适合于综合性院校、工科院校、农林院校的工科类本科生使用,也可供教师、研究生及科研工作人员使用。

图书在版编目(CIP)数据

生物化学/李明元,关统伟主编. —北京:科学出版社,2016.3

ISBN 978-7-03-047504-6

I. ①生… II. ①李… ②关… III. ①生物化学 IV. ①Q5

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2016)第 044380 号

责任编辑:杨 岭 刘 琳/责任校对:韩雨舟

责任印制:余少力/封面设计:墨创文化

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

成都创新包装印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2016 年 3 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2016 年 3 月第一次印刷 印张:17

字数:400 000 字

定价:39.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《生物化学》编委名单

- 主 编：李明元（西华大学）
关统伟（西华大学）
副主编：张 耕（西南大学）
参 编：辜运富（四川农业大学）
康前进（上海交通大学）
赖家平（华南师范大学）
李艳宾（塔里木大学）
刘松青（成都师范学院）
罗献梅（西南大学）
秦 盛（江苏师范大学）
饶 瑜（西华大学）
张 庆（西华大学）
丁文武（西华大学）
主 审：车振明（西华大学）

前 言

生物化学是一门研究生物体内物质的化学反应及其相互作用的学科，特别是细胞中各组分的结构和功能。其特点是在分子水平上探讨生命现象的本质。生物化学主要研究生物体分子的结构与功能、物质代谢及其调节、遗传信息传递的分子基础与调控规律。生物化学是生物学中最核心的学科之一，是现代生物学与生物工程技术的重要基础。在美国 *Journal of Biological Chemistry* 的创刊词中提到“生物学的未来取决于那些用化学的观点来解决生物学问题的人”。当前，在工业、农业、医药、食品、能源、环境科学等诸多学科领域的问题都以生物化学理论为依据，以实验技术为手段加以解决。

随着教育改革的深入，“厚基础、宽口径、复合型”的高素质人才作为本科教育的培养目标，已在全社会达成共识。许多学校试行了以院（系）招生、按学科大类构建共同的学生基础知识和能力平台，实施了通识教育基础上的宽口径专业和多种学科复合的特色人才培养模式。目前已出版的生物化学教材，一类是注重基础、知识点细致深入、覆盖面广、适用于理科生物专业的生物化学教材；一类是适用于工程学科的生物化学教材，如食品生物化学、环境生物化学、医学生物化学等，这类教材专业性较强，但缺乏对公共学科基础和能力平台的构建。本教材就是为了改进和完善第二类生物化学教材而编写的。本教材以传统生物化学的基础知识体系为主线，突出了“厚基础”的要求，重点介绍了工程实践中生物化学技术的基本原理和相关的实例，力争做到理论与生产实际相结合，以培养学生运用所学知识分析和解决实际问题的能力。

生物化学是在有机化学和生理学的基础上发展起来的，与有机化学、生理学、物理化学、分析化学有着密切的联系，在 19 世纪末 20 世纪初发展为独立的学科，是生物学中发展最快的一门前沿学科，是细胞生物学、遗传学、微生物学、免疫学、病毒学、进化论和分类学的基础。另外，研究药学、制药工程、食品和营养等学科也离不开生物化学的理论和方法。生物化学发展的目的主要是培养具有良好的科学素质，掌握化学与生物学的基础理论、基本知识和基本技能，并得到应用研究、科技开发、科技管理初步训练的专门人才。

本教材由从事生物化学精品课程建设、长期从事生物化学教学与相关科研的优秀老师共同编写而成。李明元教授和关统伟担任主编，车振明教授担任主审，张耕担任副主编。本教材在整个编写过程中始终得到主审车振明教授的精心指导和关心，车振明教授对本教材的编写大纲、初稿和终稿进行了认真的审阅，并提出了宝贵的修改意见。同时，科学出版社组织专家对本教材进行了审阅，并为本教材的出版做了大量卓有成效的工作，在此表示衷心的感谢。同时感谢其他参编的各位老师、对本教材的编写提供支持的西华大学的各级领导以及其他对本教材做出贡献的人士。

由于编者的水平有限，加之时间仓促，难免存在不妥之处，竭诚希望同行专家、使用本教材的师生以及广大读者批评指正。

编 者

2016 年 1 月于西华大学

目 录

第 1 章 生物膜的结构与物质运输	1
1.1 生物膜的基本结构	1
1.1.1 生物膜的化学组成	1
1.1.2 生物膜的结构特点	2
1.2 生物膜与物质转运	3
1.2.1 小分子物质的转运	4
1.2.2 大分子物质的转运	5
第 2 章 蛋白质化学	7
2.1 蛋白质概述	7
2.1.1 蛋白质的生物学功能	7
2.1.2 蛋白质的元素组成	8
2.1.3 蛋白质的分类	8
2.2 氨基酸	9
2.2.1 氨基酸的结构特点及分类	9
2.2.2 氨基酸的理化性质	12
2.3 肽	16
2.3.1 肽和肽的命名	16
2.3.2 肽单位	17
2.3.3 重要的寡肽及其应用	18
2.4 蛋白质的分子结构	19
2.4.1 蛋白质的一级结构	19
2.4.2 蛋白质的二级结构	21
2.4.3 超二级结构和结构域	23
2.4.4 蛋白质的三级结构	25
2.4.5 蛋白质的四级结构	26
2.4.6 维持蛋白质空间构象的作用力	27
2.5 蛋白质一级结构与生物功能的关系	29
2.5.1 同源蛋白质一级结构的种属差异与生物进化	30
2.5.2 一级结构的变异与分子病	30
2.5.3 空间结构与功能的关系	31
2.6 蛋白质的重要性质	32
2.6.1 蛋白质的两性解离及电泳	32
2.6.2 蛋白质的胶体性质与蛋白质的沉淀	33

2.6.3 蛋白质的变性与复性	35
2.6.4 蛋白质的紫外吸收	36
2.6.5 蛋白质的颜色反应	36
2.7 蛋白质的分离提纯及应用	37
2.7.1 蛋白质分离提纯的一般原理	37
2.7.2 蛋白质含量的测定与纯度鉴定	39
2.7.3 蛋白质的相对分子质量测定	40
2.7.4 蛋白质的应用	41
第3章 酶化学	42
3.1 酶的分类与性质	42
3.1.1 酶的概念和作用	42
3.1.2 酶催化作用的特点	42
3.1.3 酶的命名与分类	43
3.1.4 酶的化学本质	46
3.2 酶的结构	46
3.2.1 酶的结构特点	46
3.2.2 与酶催化作用相关的结构特点	48
3.3 酶的催化作用机制	48
3.3.1 酶促反应的本质	48
3.3.2 酶的催化机制——中间复合物学说	48
3.3.3 酶与底物的结合	49
3.3.4 酶反应的高效性机制	49
3.4 酶促反应动力学	51
3.4.1 底物浓度对酶促反应速率的影响	52
3.4.2 酶浓度对酶促反应速率的影响	55
3.4.3 pH 对酶促反应速率的影响	55
3.4.4 温度对酶促反应速率的影响	56
3.4.5 激活剂对酶促反应速率的影响	57
3.4.6 抑制剂对酶促反应速率的影响	57
3.5 酶活性的调节控制	61
3.5.1 别构调节	61
3.5.2 可逆的共价修饰调节	63
3.5.3 同工酶	64
3.5.4 酶原激活	64
3.6 酶的制备与活力测定	65
3.6.1 酶的分离纯化	65
3.6.2 酶活力的测定	66

第4章 核酸	70
4.1 核酸的种类	70
4.2 核酸的化学组成	71
4.2.1 碱基	71
4.2.2 核糖	72
4.2.3 核苷	72
4.2.4 核苷酸	72
4.3 核酸的性质	73
4.3.1 一般特性	73
4.3.2 酸碱解离	73
4.3.3 紫外吸收	73
4.3.4 变性与复性	74
4.4 DNA 的分子结构	74
4.4.1 DNA 的碱基组成	74
4.4.2 DNA 的一级结构	74
4.4.3 DNA 的二级结构	75
4.4.4 DNA 的三级结构	77
4.5 RNA 的分子结构	78
4.5.1 RNA 的类型	78
4.5.2 RNA 的结构	78
4.6 核酸的分离提纯	82
4.6.1 核酸的提取	82
4.6.2 电泳	83
4.6.3 离心	83
4.6.4 层析	84
4.6.5 核酸的纯度检测和定量	84
第5章 糖化学	85
5.1 单糖	85
5.1.1 单糖的结构	85
5.1.2 单糖的物理性质和化学性质	88
5.1.3 自然界中存在的重要单糖及其衍生物	92
5.2 寡糖	94
5.3 多糖	96
第6章 脂类	99
6.1 脂类的概念与生物学功能	99
6.1.1 脂类的概念与分类	99
6.1.2 脂类的生物学功能	99

6.2 单纯脂	100
6.2.1 脂肪酸	100
6.2.2 脂肪	101
6.2.3 蜡	103
6.3 复合脂	103
6.3.1 磷脂	103
6.3.2 鞘磷脂	105
6.3.3 糖脂	105
6.4 非皂化脂	105
6.4.1 类固醇	105
6.4.2 萜类	108
6.4.3 前列腺素	108
第7章 维生素与激素	110
7.1 维生素	110
7.1.1 脂溶性维生素	110
7.1.2 脂溶性维生素	122
7.2 激素	127
7.2.1 激素的作用机制	127
7.2.2 主要激素的化学与生理功能	129
第8章 生物氧化	131
8.1 生物氧化概述	131
8.1.1 生物氧化的概念、特点及方式	131
8.1.2 氧化还原电位及自由能变化	132
8.1.3 高能磷酸化合物	134
8.2 呼吸链	136
8.2.1 呼吸链的概念、组成	136
8.2.2 呼吸链的排列顺序	138
8.2.3 呼吸链抑制剂	138
8.3 氧化磷酸化	139
8.3.1 氧化磷酸化的概念及类型	139
8.3.2 氧化磷酸化的偶联部位与 P/O 比	139
8.3.3 氧化磷酸化的机制	140
8.3.4 氧化磷酸化的解偶联剂和抑制剂	143
8.3.5 线粒体穿梭系统	144
8.3.6 能荷	145
8.4 其他末端氧化酶系统	146
8.4.1 多酚氧化酶系统	146

8.4.2 抗坏血酸氧化酶系统	147
8.4.3 黄素蛋白氧化酶系统	147
8.4.4 超氧化物歧化酶和过氧化氢酶系统	147
第9章 糖类代谢	149
9.1 概述	149
9.1.1 主要生理功能——氧化供能	149
9.1.2 合成其他含碳化合物	149
9.1.3 生物体结构的重要成分	149
9.1.4 其他生理功能	150
9.2 糖的分解代谢	150
9.2.1 糖酵解途径	150
9.2.2 三羧酸循环	155
9.2.3 磷酸戊糖途径	160
9.3 糖异生作用	164
9.4 糖原的生物合成	166
9.5 糖类代谢在发酵工业上的应用	168
第10章 脂类代谢	171
10.1 脂类的消化与吸收	171
10.2 脂肪的分解代谢	172
10.2.1 甘油代谢	172
10.2.2 脂肪酸氧化	172
10.2.3 酮体代谢	176
10.3 脂肪酸的合成代谢	178
10.3.1 脂肪酸的合成与调节	178
10.3.2 甘油三酯的合成	181
10.4 磷脂的代谢	181
10.4.1 磷脂的分解代谢	182
10.4.2 磷脂的合成	183
10.5 胆固醇代谢	185
10.5.1 胆固醇的合成	185
10.5.2 胆固醇的转化	187
10.6 脂类代谢在工业上的应用	187
第11章 蛋白质降解和氨基酸代谢	189
11.1 蛋白质的降解	189
11.1.1 细胞内蛋白质的降解	189
11.1.2 外源蛋白质的酶促降解	191
11.2 氨基酸的分解代谢	191

11.2.1 氨基酸的脱氨基作用	192
11.2.2 氨基酸的脱羧基作用	195
11.2.3 氨基酸分解产物的去路	196
11.3 氨基酸的合成代谢	200
11.3.1 氨基酸的生物合成	200
11.3.2 氨基酸与一碳基团	203
第 12 章 核酸降解与核苷酸代谢	206
12.1 核酸的降解	206
12.1.1 核酸的消化、吸收	206
12.1.2 核酸酶	207
12.2 核苷酸分解代谢	208
12.2.1 核苷酸的水解	208
12.2.2 嘌呤的降解	209
12.2.3 嘧啶的降解	210
12.3 核苷酸的合成代谢	211
12.3.1 嘌呤核苷酸的从头合成	211
12.3.2 嘧啶核苷酸的从头合成	215
12.3.3 核苷酸合成的补救途径	216
12.3.4 脱氧核苷酸的合成代谢	218
12.4 核酸的生物合成	221
12.4.1 DNA 的生物合成	221
12.4.2 DNA 的损伤与修复	228
12.4.3 RNA 的生物合成	230
第 13 章 蛋白质的生物合成	234
13.1 蛋白质合成体系	234
13.1.1 mRNA 与遗传密码	234
13.1.2 核糖体	236
13.1.3 tRNA	237
13.1.4 mRNA	238
13.1.5 相关蛋白质因子	238
13.2 蛋白质的合成过程	239
13.2.1 氨基酸的活化	239
13.2.2 肽链合成的起始	240
13.2.3 肽链的延伸	241
13.2.4 肽链合成的终止	242
13.2.5 真核细胞蛋白质生物合成	243
13.3 蛋白质的翻译后加工	243

13.3.1 一级结构的加工修饰	244
13.3.2 蛋白质高级结构的形成	244
第 14 章 代谢调节控制	246
14.1 物质代谢的相互关系	246
14.1.1 蛋白质与糖类代谢的相互关系	246
14.1.2 糖代谢与脂类代谢的相互关系	247
14.1.3 脂类代谢与蛋白质代谢的相互关系	247
14.1.4 核酸代谢与糖类、脂肪及蛋白质代谢的相互关系	247
14.2 代谢的调节方式	248
14.2.1 酶水平的调节	248
14.2.2 细胞水平的调节	256
14.2.3 多细胞生物整体水平的调节	256
参考文献	258

第 1 章 生物膜的结构与物质运输

生物膜是细胞和各种细胞器表面所包裹的一层极薄的膜系结构，是具有高度选择性的半透性屏障。包括细胞质膜（细胞膜）、线粒体膜、内质网膜、高尔基复合体膜、溶酶体膜及核膜等。在电镜下，可以看出各种生物膜的结构非常相似。生物膜除作为物理屏障外，其主要功能有：物质转运、信息分子识别和信息传递、能量转换等。

1.1 生物膜的基本结构

1.1.1 生物膜的化学组成

生物膜由脂类、蛋白质和少量的糖类以及水和金属离子组成。生物膜的组成，因膜的种类不同而有很大的差别。

1. 脂类

包括磷脂（主要成分）、胆固醇和糖脂。不同生物膜的脂类的种类和含量差异较大，各种脂类的分子结构不同，但有一共同的结构特点是其分子由两部分组成（图 1-1），即亲水的极性基团（头）和疏水的非极性基团（尾），膜脂的这种特性使其在生物膜中的排列具有方向性，对形成生物膜的特殊结构有重要作用。

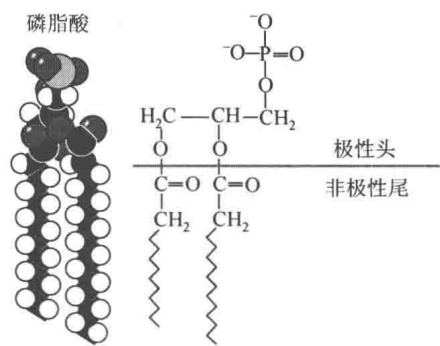


图 1-1 磷脂

2. 蛋白质

细胞内 20%~25%的蛋白质与生物膜的结构相联系，根据它们在生物膜上的定位可分为膜周边蛋白和膜内在蛋白（图 1-2）。

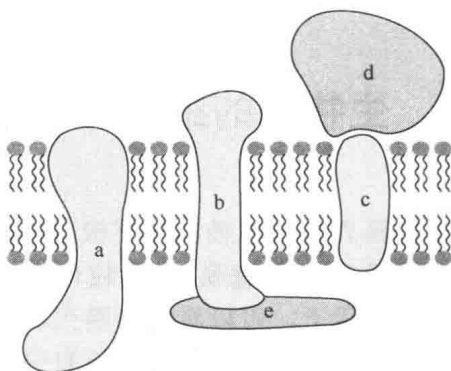


图 1-2 膜周边蛋白与内在蛋白

a, b, c —— 膜周边蛋白 d, e —— 膜内在蛋白

(1) 膜周边蛋白：分布在膜外表面，不深入膜内部。它们通过静电力或范德瓦耳斯力与膜脂连接。这种结合力弱，使膜周边蛋白质容易被分离出来，只要改变介质的 pH、离子强度或螯合剂便可将其分离出来。膜周边蛋白约占生物膜蛋白质总含量的 20%~30%。

(2) 膜内在蛋白：分布在膜内，有的插入膜中，有的埋在膜内，有的贯穿整个膜，有的一端暴露于膜外侧，或两端都暴露，称为跨膜蛋白。膜内在蛋白通过疏水键与膜脂牢固结合，分离较困难，只有用较剧烈的条件如去垢剂、有机溶剂、超声波等才能抽提出来。因为它们具有水不溶性，除去萃取剂后又可重新聚合成不溶性物质。膜内在蛋白占生物膜蛋白质总含量的 70%~80%。

3. 糖

生物膜中的糖以寡糖的形式存在，通过共价键与蛋白形成糖蛋白，少量还可与脂类形成糖脂。糖蛋白中的糖往往是膜抗原的重要部分，如血型 A、B、O 抗原之间的差别，只在于寡糖链末端的糖基不同。糖基在细胞互相识别和接受外界信息方面起重要作用，有人把糖蛋白中的糖基部分比喻为细胞表面的天线。

1.1.2 生物膜的结构特点

有关生物膜结构模型的假说很多，其中 1972 年提出的流动镶嵌模型（图 1-3）受到广泛的支持。这一模型体现了生物膜的流动性和不对称性特点，认为细胞是由流动的脂质双层和嵌在其中的蛋白质组成。

1. 生物膜的流动性

流动性是生物膜的主要特征。大量研究结果表明，合适的流动性对生物膜表现正常功能具有十分重要的作用。例如，能量转换、物质转运、信息传递、细胞分裂、细胞融合、胞吞、胞吐以及激素的作用等都与生物膜的流动性有关。

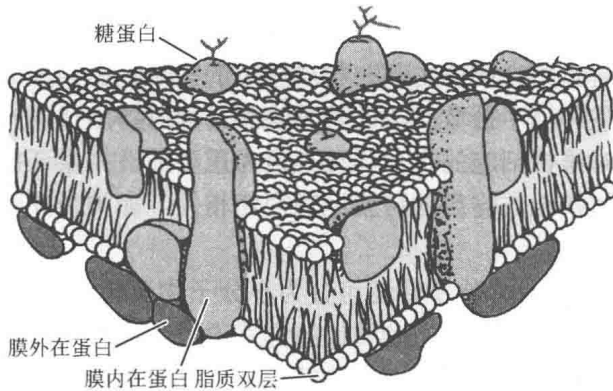


图 1-3 生物膜基本结构模型

生物膜的流动性表现在膜脂分子的不断运动。膜脂间运动可分为侧向运动和翻转运动。侧向运动是膜脂分子在单层内与邻近分子交换位置，是一种经常发生的快运动。翻转运动是膜脂双分子层中的一层翻转至另一层的运动，这种运动方式很少发生，对膜的流动性影响不大。膜的流动性主要与膜脂中的脂肪酸碳链的长短及饱和度有关。膜脂双层结构中的脂类分子，在一定温度范围内，既可呈现晶体的规律性排列，又具有液态的可流动性，即液晶态。在生理条件下，生物膜都处于此状态，当温度低于某种限度时，液晶态即转化为晶态，此时，膜脂呈凝胶状态，黏度增大，流动性降低，生物膜的功能逐渐丧失。

胆固醇是生物膜流动性的调节剂，它可以抑制温度所引起的相变，防止生物膜中的脂类转向晶态，防止低温时生物膜流动性急剧降低。生物膜的流动性是生物膜发挥生物学功能所必需的，许多药物的作用可能是通过影响膜的流动性来实现，如麻醉药的作用可能跟增强生物膜的流动性有关。

2. 生物膜结构的两侧不对称性

(1) 膜脂两侧分布不对称性。这种不对称分布会导致膜两侧的电荷数量、流动性等的差异。这种不对称分布与膜蛋白的定向分布及功能有关。

(2) 膜糖基两侧分布不对称性。细胞质膜上的糖基分布在细胞表面，而细胞器膜上的糖基则分布全部朝向内腔。这种分布特点与细胞互相识别和接受外界信息有关。

(3) 膜蛋白两侧分布不对称性。膜蛋白是生物膜功能的主要承担者。不同的生物膜，由于所含的蛋白质不同而所表现出来的功能也不同。同一种生物膜，其膜内、外两侧的蛋白质分布不同，膜两侧功能也不同。膜两侧的蛋白质分布不对称是绝对的，没有一种蛋白质同时存在于膜两侧。

生物膜结构上的两侧不对称性，保证了生物膜功能具有方向性，这是生物膜发挥作用所必需的。例如，物质和一些离子的传递具有方向性，生物膜结构的不对称性保证了这一方向性能顺利进行。

1.2 生物膜与物质转运

离子和分子不停地跨过细胞质膜和细胞器膜进行转运，这种跨膜的物质转运是高度

调节的，以满足细胞代谢的需要。生物膜的主要功能包括能量转换、物质转运、信息识别与传递。这里我们将重点介绍生物膜与物质转运的关系。生物膜的通透性具有高度选择性，细胞能主动地从环境中摄取所需的营养物质，同时排出代谢产物和废物，使细胞保持动态的恒定，这对维持细胞的生命活动是极为重要的。大量证据表明，生物界的许多生命过程都直接或间接地与物质的跨膜运输密切相关，如神经冲动传播、细胞行为、细胞分化等重要生命活动。

根据转运物质的分子大小，物质转运可分为小分子物质转运和大分子物质转运两类。小分子物质转运可通过被动转运和主动转运的方式通过生物膜。被动转运是指物质分子从高浓度向低浓度流动，不消耗能量。主动转运是指物质可逆浓度梯度方向进行，需耗能。大分子物质转运是生物膜结构发生改变的膜动转运。

1.2.1 小分子物质的转运

生物膜的脂质双层结构含有疏水区，它对运输物质具有高度的选择通透性。

1. 小分子物质的直接通透

生物膜上的膜脂分子是连续排布的，这样在膜脂分子间不存在裂口。但是膜脂分子是处于流动状态的，在疏水区会出现暂时性间隙，间隙孔径为 0.8nm ，可使一些小分子（如水分子直径 0.3nm ）通过。但这些小分子物质的通过速度各不一样，通过速度取决于分子大小及其在生物膜中的相对溶解度，一般来说，分子越小则疏水性或非极性越强，越容易通过生物膜。不带电荷的极性小分子有时也可通过，但速度慢，带电荷的小分子则不能直接通过。

2. 通道蛋白转运

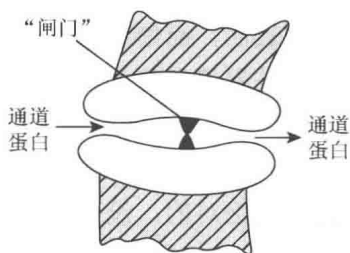


图 1-4 通道蛋白转运

通道蛋白转运又称简单扩散（图 1-4）。通道蛋白是一种膜转运蛋白，它在生物膜上形成液体通道，使分子大小和电荷适当的物质，借助扩散作用通过膜脂双分子层。通道蛋白转运的特点是：①从高浓度到低浓度；②通道蛋白不与转运的物质发生结合反应，只起通道作用。

运输蛋白的通道有的持续开放，有的间断开放。间断开放的通道受“闸门”控制。“闸门”通道根据其开启的特定条件可分为三类：①配体-闸门通道，细胞外的特定配体与生物膜表面特异受体结合时，通道开放；②电势-闸门通道，只有膜电位发生改变时，通道开放；③离子闸门通道，只有某种离子浓度达到一定浓度时，闸门开放。

3. 载体蛋白被动转运

载体蛋白被动转运又称易化扩散或促进扩散。载体蛋白是一种膜转运蛋白，被转运