

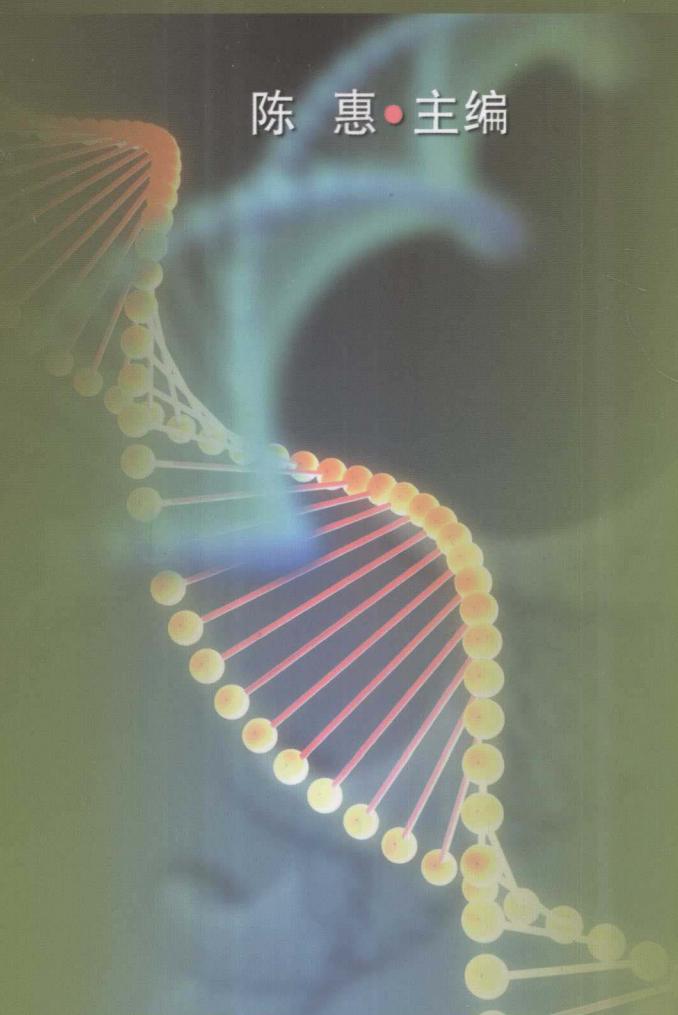


普通高等教育农业部“十二五”规划教材
全国高等农林院校“十二五”规划教材

基础生物化学

JICHU
SHENGWU HUAXUE

陈惠•主编



中国农业出版社

普通高等教育农业部“十二五”规划教材
全国高等农林院校“十二五”规划教材

JICHU SHENGWU HUAXUE

基础生物化学

陈惠 主编

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

基础生物化学 / 陈惠主编 . —北京：中国农业出版社，2014.1 (2014.8 重印)

普通高等教育农业部“十二五”规划教材 全国高等农林院校“十二五”规划教材

ISBN 978 - 7 - 109 - 18731 - 3

I. ①基… II. ①陈… 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 (2013) 第 307525 号

中国农业出版社出版
(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100125)

责任编辑 刘 梁

北京通州皇家印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行
2014 年 2 月第 1 版 2014 年 8 月北京第 2 次印刷

开本：787mm×1092mm 1/16 印张：29

字数：700 千字

定价：48.50 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误，请向出版社发行部调换)

JICHU SHENGWU HUAXUE

基础 生物化学

SHENGWU HUAXUE

基础 生物化学

SHENGWU HUAXUE

基础 生物化学

JICHU SHENGWU HUAXUE

基础 生物化学

jichu shengwu huaxue

JICHU SHENGWU HUAXUE

基础 生物化学

SHENGWU HUAXUE

基础 生物化学

SHENGWU HUAXUE

基础 生物化学

JICHU SHENGWU HUAXUE

基础 生物化学

jichu shengwu huaxue

JICHU SHENGWU HUAXUE

基础 生物化学

jichu shengwu huaxue

21世纪全球生物产业进入了一个加速发展的新时期。2012年12月29日，国务院印发《生物产业发展规划》指出：到2020年，生物产业发展成为国民经济的支柱产业。作为新世纪农林院校的学生，有必要肩负起加快我国生物产业发展的历史使命。生物化学是现代生物学的基础，它与许多学科交叉渗透，是生物科学发展的支柱。奠定坚实的生物化学基础，已成为高等农林院校农学、生物学专业学生和科技工作者的共同需要。

生物化学内容十分丰富，发展非常迅速，在生命科学中的地位极其重要，因而基础生物化学成为医学、农学、畜牧、兽医和食品科学等专业的必修的基础课。本教材遵照全国高等院校农学类《基础生物化学教学大纲》和生物类《生物化学教学大纲》，结合多年教学经验和最新研究成果，本着注重基础，着眼发展的精神进行编写。目的是使学生既能掌握生物化学的基本内容，又能开拓其思路和知识领域。

本教材共分16章，每章末尾都附有本章小结、习题和主要参考文献。本教材编写分工为：绪论、第六章、第十五章（陈惠）；第一章（晏本菊）；第二章（张军杰）；第三章（伍红，钟红梅）；第四章（余梅）；第五章（梁艳丽）；第七章（陈疏影）；第八章（金青）；第九章（于虹漫）；第十章（刘丽，单志）；第十一章（石永春）；第十二章（单志）；第十三章（张廷华）；第十四章（陈水红）；第十六章（吴琦）。书稿完成后杨婉身教授审阅并提出宝贵意见。

本书编写得到了四川农业大学教务处的大力支持，在此深表谢意。同时，感谢本书所参考和引用文献的编者。

由于编者水平有限，教材中疏漏与错误之处难免，恳请读者批评指正。

编 者

2013年10月

目
录

jichu shengwu huaxue
WU HUA XUE
JICHU SHENGWU HUAXUE

前言

绪论	1
一、生物化学发展简史	1
二、生物化学的研究内容	3
三、生物化学知识及技术在农业上的应用	4
四、生物化学展望	5
主要参考文献	5
第一章 蛋白质化学	6
第一节 蛋白质通论	6
一、蛋白质的化学组成与分类	6
二、蛋白质大小与相对分子质量	9
三、蛋白质功能的多样性	9
第二节 蛋白质的构件分子——氨基酸	10
一、生物体内氨基酸的类别	10
二、20种常见的蛋白质氨基酸分类及结构	12
三、氨基酸的性质	15
四、蛋白质的水解	22
第三节 蛋白质的共价结构	23
一、蛋白质中氨基酸的共价连接方式	23
二、肽和肽键的结构	23
三、肽的物理、化学性质	25
四、天然存在的活性肽	25
五、蛋白质一级结构的测定	27
第四节 蛋白质的三维结构	33
一、研究蛋白质构象的方法	33
二、蛋白质多肽主链折叠的空间限制	34
三、稳定蛋白质三维构象的作用力	36
四、蛋白质的二级结构	38
五、蛋白质的超二级结构	41
六、蛋白质的结构域	42

七、蛋白质的三级结构	43
八、蛋白质的四级结构	44
九、纤维状蛋白质的结构	45
第五节 蛋白质的分子结构与功能	47
一、蛋白质的一级结构决定其高级结构	47
二、同源蛋白质（细胞色素 c）的种属差异与分子进化	48
三、肌红蛋白和血红蛋白的结构与功能	50
四、免疫球蛋白的结构与功能	52
第六节 蛋白质的性质与分离纯化	54
一、两性解离性质及等电点	54
二、蛋白质胶体性质	54
三、蛋白质的沉淀	55
四、蛋白质的变性与复性	56
五、蛋白质的紫外吸收特性	56
六、蛋白质呈色反应	56
七、蛋白质分离纯化方法	57
本章小结	58
习题	59
主要参考文献	60
第二章 核酸化学	61
第一节 核酸概述	61
一、核酸的发现和研究简史	61
二、核酸的种类和分布	61
三、DNA 储存遗传信息的证实	62
第二节 核酸的基本构件分子——核苷酸	63
一、核苷酸的化学组成与命名	63
二、核苷酸的生物学功能	66
三、磷酸二酯键和多核苷酸及其表示方法	66
第三节 DNA 的分子结构	67
一、核酸分子中的共价键	67
二、DNA 的一级结构	68
三、DNA 碱基组成的 Chargaff 规则和 X 射线衍射分析	68
四、DNA 的二级结构	69
第四节 RNA 的分子结构	74
一、RNA 的种类和一级结构	74
二、tRNA 的分子结构	75
三、mRNA 的分子结构	77
四、rRNA 的分子结构	79
第五节 核酸的物理、化学性质	80
一、核酸的两性解离性质及核酸电泳	80
二、核酸的紫外吸收	81

目 录

三、核酸的变性、复性和分子杂交	82
四、核酸的熔解温度	85
五、核酸的沉降性质	85
第六节 基因和基因组	86
一、基因结构	87
二、基因组	88
三、人类基因组计划	92
第七节 DNA 的超螺旋和染色体结构	95
一、DNA 的拓扑学结构	95
二、DNA 在体内的包装和染色体结构	97
本章小结	101
习题	102
主要参考文献	102
第三章 酶化学	103
第一节 酶的概念及作用特点	103
一、酶及生物催化剂概念的发展	103
二、酶作用的特点	104
第二节 酶的命名和分类	106
一、酶的命名	106
二、酶的国际系统分类法	106
三、酶的组成分类	107
四、酶的结构特点分类	108
第三节 酶的结构与功能	109
一、酶分子结构的特征	109
二、酶催化的中间产物学说	110
三、酶作用专一性及其机理	112
四、与酶高效催化有关的策略	113
第四节 酶促反应动力学	115
一、酶的活力与测定	115
二、底物浓度对酶促反应速度的影响	116
三、酶浓度对酶促反应速度的影响	119
四、温度对酶促反应速度的影响	119
五、pH 对酶促反应速度的影响	119
六、激活剂对酶促反应速度的影响	120
七、抑制剂对酶促反应速度的影响	120
第五节 重要的酶类及酶活性的调节	125
一、别构酶	125
二、共价调节酶	128
三、同工酶	129
四、抗体酶	130
第六节 酶工程简介	133

一、化学酶工程	133
二、生物酶工程	138
本章小结	139
习题	140
主要参考文献	140
第四章 维生素和辅酶	141
第一节 维生素概述	141
一、维生素的分类	141
二、维生素的特点	142
三、维生素的作用机制	142
第二节 脂溶性维生素	142
一、维生素 A	143
二、维生素 D	144
三、维生素 E	144
四、维生素 K	145
第三节 水溶性维生素	146
一、B族维生素	146
二、硫辛酸	152
三、维生素 C	152
本章小结	153
习题	154
主要参考文献	154
第五章 生物膜的结构与功能	155
第一节 生物膜的化学组成	155
一、膜脂	156
二、膜蛋白	157
三、糖类	158
四、其他膜组分	158
第二节 生物膜的结构	158
一、脂双层是生物膜的基本骨架	159
二、膜蛋白存在多样性	159
三、膜的不对称性	159
四、膜的流动性	160
五、生物膜组分间存在相互作用	160
第三节 生物膜的功能	160
一、保护及分室功能	160
二、能量转换	161
三、物质运输	161
四、信号传递	163

目 录

五、细胞识别	163
本章小结	165
习题	165
主要参考文献	165
第六章 新陈代谢和生物能学	166
第一节 新陈代谢概述	166
第二节 新陈代谢研究方法	168
一、代谢物标记追踪实验	168
二、代谢途径阻断法	168
三、利用遗传缺陷症研究代谢途径	169
四、气体测量法	169
五、核磁共振波谱法	169
六、代谢组学	170
第三节 生物能学	170
一、生物能量转换与热力学定律	170
二、化学反应的标准自由能变化与平衡常数	172
三、氧化还原电位与自由能变化	174
第四节 高能生物分子	176
一、高能化合物	176
二、高能磷酸化合物	177
本章小结	179
习题	180
主要参考文献	180
第七章 糖与糖代谢	182
第一节 糖类化学概述	182
一、糖类的生物学作用	182
二、单糖的分类与结构	183
三、重要的单糖及衍生物	184
四、重要的寡糖	189
五、重要的多糖	192
六、复合糖	196
第二节 葡萄糖的分解代谢及其他代谢途径	197
一、葡萄糖的分解代谢途径和细胞定位	197
二、丙酮酸的去路	203
三、三羧酸循环	206
四、磷酸戊糖途径	211
五、糖异生作用	215
六、乙醛酸循环	218
第三节 双糖和多糖的分解与生物合成	220

一、单糖的活化形式	220
二、蔗糖的分解与生物合成	221
三、麦芽糖的分解	222
四、乳糖的分解与生物合成	223
五、淀粉的分解与生物合成	223
六、糖原的分解与生物合成	225
七、纤维素的分解与生物合成	227
本章小结	228
习题	229
主要参考文献	229
第八章 生物氧化	230
第一节 生物氧化概述	230
一、生物氧化的概念	230
二、生物氧化的特点	230
三、生物氧化中 CO ₂ 的生成	231
四、生物氧化中 H ₂ O 的生成	232
第二节 电子传递链	232
一、线粒体结构特点	232
二、电子载体	233
三、电子传递复合物	235
四、电子传递链	238
第三节 氧化磷酸化作用	241
一、氧化磷酸化和磷氧比 (P/O) 的概念	241
二、氧化磷酸化的偶联机理	242
三、线粒体外 NADH 的氧化磷酸化作用	246
第四节 氧化磷酸化的调节及抑制	247
一、能荷对氧化磷酸化的调节作用	248
二、电子传递抑制剂	248
三、氧化磷酸化的解偶联剂	250
四、离子载体抑制剂	250
五、氧化磷酸化抑制剂	251
本章小结	251
习题	251
主要参考文献	252
第九章 脂类代谢	253
第一节 生物体内的脂类	253
一、脂类概述	253
二、脂肪的消化和吸收	255
第二节 脂肪的分解代谢	255

一、脂肪的水解	255
二、甘油的转化	255
三、脂肪酸的分解代谢与代谢调节	256
四、酮体的代谢	261
第三节 脂肪的生物合成	262
一、脂肪酸的生物合成	262
二、磷酸甘油的生物合成	268
三、三酰甘油的生物合成	269
第四节 磷脂和胆固醇的代谢	270
一、磷脂的降解与合成	270
二、胆固醇的生物合成	271
三、胆固醇的去路	273
本章小结	274
习题	274
主要参考文献	274
第十章 蛋白质的酶促降解和氨基酸的代谢	275
第一节 蛋白质的酶促降解	275
一、蛋白水解酶	275
二、外源蛋白质的消化与吸收	275
三、组织蛋白的胞内降解	276
第二节 氨基酸的分解与转化	278
一、氨基酸代谢的概况	278
二、氨基酸的脱氨基作用	278
三、氨基酸的脱羧基作用	282
四、氨的转运和排泄	283
五、氨基酸碳骨架的转化途径	287
六、氨基酸与一碳基团	291
七、氨基酸衍生的生物活性物质	292
第三节 氨基酸的生物合成	294
一、必需氨基酸和非必需氨基酸	294
二、20种氨基酸的生物合成概况	295
三、生物固氮	299
本章小结	302
习题	302
主要参考文献	303
第十一章 核苷酸代谢	304
第一节 核酸的酶促降解	304
一、核酸的酶水解	304
二、核酸酶的特异性	304

三、限制性内切酶	305
第二节 核苷酸的分解代谢	306
一、嘌呤碱的分解代谢	306
二、嘧啶碱的分解代谢	308
第三节 核苷酸的合成代谢	308
一、核糖核苷酸的生物合成	308
二、脱氧核糖核苷酸的生物合成	314
三、各种核苷酸的相互转变	317
本章小结	317
习题	318
主要参考文献	318
第十二章 DNA 的复制、修复	319
第一节 遗传信息传递的中心法则	319
第二节 DNA 的半保留复制	320
一、DNA 半保留复制的概念和实验证明	320
二、催化 DNA 复制的酶类	321
三、原核细胞 DNA 复制的起始点和方式	327
四、原核细胞 DNA 复制的过程	328
五、DNA 复制的忠实性	332
六、真核生物 DNA 的合成	333
第三节 DNA 突变	335
一、突变的类型	335
二、突变剂的作用	336
第四节 DNA 的损伤和修复	337
一、错配修复	338
二、切除修复	339
三、直接修复	340
四、重组修复	341
五、SOS 反应	341
第五节 DNA 重组	342
一、同源重组	342
二、位点专一性重组	343
三、转座重组	345
本章小结	346
习题	347
主要参考文献	347
第十三章 RNA 的合成	348
第一节 依赖 DNA 的 RNA 合成（转录）	348
一、转录的概念	348

二、RNA聚合酶及催化反应	349
三、启动子和转录因子	350
四、终止子和终止因子	352
五、RNA合成过程	353
六、RNA生物合成的抑制剂	355
第二节 RNA转录后加工	357
一、mRNA转录后加工	357
二、tRNA转录后加工	362
三、rRNA转录后加工	364
第三节 以RNA为模板的核酸合成	367
一、RNA的复制	367
二、RNA的逆转录	369
本章小结	372
习题	373
主要参考文献	373
第十四章 蛋白质的生物合成与修饰	375
第一节 蛋白质生物合成体系	375
一、mRNA和遗传密码	375
二、tRNA	380
三、核糖体	382
四、辅助因子	386
第二节 蛋白质的生物合成	387
一、氨基酸的活化	387
二、大肠杆菌中肽链合成的过程	389
三、真核细胞蛋白质生物合成	393
四、蛋白质合成的抑制剂	394
第三节 多肽链合成后的定向运送和加工	396
一、多肽链合成后的定向运送	396
二、多肽链合成后的加工	399
本章小结	402
习题	402
主要参考文献	403
第十五章 物质代谢的联系及其调节	404
第一节 物质代谢的特点	404
一、物质代谢的整体性、单向性	404
二、ATP是机体能量利用的共同形式	405
三、NADPH是合成代谢所需的还原力	405
四、产生生物合成的前体分子	406
第二节 物质代谢的相互联系	406

一、糖、脂和蛋白质代谢之间的相互联系	406
二、核酸代谢与糖、脂和蛋白质代谢的关系	407
第三节 代谢调节	408
一、酶活性调节	408
二、酶的区域化调节	414
三、酶浓度的调节	415
本章小结	420
习题	421
主要参考文献	421
第十六章 重组 DNA 技术与蛋白质工程	422
第一节 重组 DNA 技术的原理及应用	422
一、重组 DNA 技术的常用酶	422
二、基因工程的基本步骤	423
三、基因工程的应用与前景	426
第二节 核酸研究技术	426
一、聚合酶链式反应	426
二、基因文库与 cDNA 文库	427
三、DNA 序列测定	427
第三节 蛋白质工程	428
一、蛋白质的分子设计和改造	428
二、蛋白质工程常用技术	429
三、蛋白质工程的应用及前景	430
本章小结	431
习题	431
主要参考文献	431
附录 常见生物化学名词汉英对照	432

绪 论

生物化学是研究生物有机体化学本质的一门科学。它利用化学、物理学及分子生物学的原理与技术，在分子水平上研究生物体的化学组成、分子结构与功能、物质代谢与调节、遗传信息传递及其调控，进而揭示生命现象的本质。生物化学根据研究对象不同，可分为动物、植物、微生物、病毒生物化学等；根据研究领域不同，可分为工业、农业、医学生物化学等。

随着农业生物技术的发展，生物化学不断地渗透到农业领域的各个方面，许多高等农林院校的畜牧、植保、林学、园艺等专业普遍把生物化学作为一门重要的专业基础必修课程。农业是国民经济的基础，生物化学作为促进农业现代化的基础学科，必将发挥越来越重要的作用。

一、生物化学发展简史

生物化学是一门古老而又年轻的学科，它既有着悠久的发展史，又有许多近代的重大发现。生物化学的渊源，在我国可追溯到公元前 21 世纪，在欧洲则始于 200 多年前。我国古代劳动人民对生物化学的贡献侧重在应用方面，西方近代科学家则对生物化学学科的建立及发展做出了重要贡献。

(一) 古代——生物化学技术在我国的应用

我国古代劳动人民对生物化学技术的应用做出了重要贡献。早在公元前 21 世纪，我国人民就知道用“曲”酿酒。公元前 12 世纪《周礼》已有发酵制酱的记载。公元前 4 世纪，《庄子》已记载有“瘿病”，即现代的地方性甲状腺肿病，到公元 4 世纪时，晋朝葛洪（284—364）《肘后备急方》已知用含碘丰富的海藻来治疗“瘿病”。元代吴瑞的《日用本草》一书有汉朝淮南王刘安制作豆腐的记载，说明当时在提取豆类蛋白质上已应用了生物化学及胶体化学的方法。公元 7 世纪，名医孙思邈（581—682）用米糠熬成的粥治疗脚气病，用猪肝治疗“雀目”，实际上是利用了维生素的生理功能。北宋沈括（1031—1095）《良方·卷一》记有从人尿中提取激素制剂——秋石，实际上就是用皂角汁沉淀等方法提取性激素制剂，成为近代内分泌学的开端。明末宋应星的《天工开物·甘嗜》记载了甘蔗栽培技术以及制糖设备和工艺过程，具有相当高的科学价值，其中用石灰澄清法处理蔗汁的技艺，迄今仍为世界公认的最经济的方法。

(二) 近代——生物化学学科的建立与发展

18世纪下半叶至20世纪50年代，生物化学的理论体系逐步得到完善，逐渐发展成为一门独立的学科。在18世纪欧洲工业革命的影响下，生物化学的雏形逐步形成。法国的拉瓦锡（Antoine Lavoisier, 1743—1794）首先研究了动物的体温和呼吸，首次证明了动物体的产热是由体内物质氧化而来。1828年，德国化学家Frederich Wohler(1800—1882)用加热法将无机化合物氰酸氨(NCONH_4)合成为众所周知的有机化合物尿素(NH_2CONH_2)。人工合成尿素的成功，彻底推翻了有机化合物只能在生物体内合成的错误观点。

德国化学家Justus von Liebig(1803—1873)研究动、植物生理学，阐明了动物身体的产热是由于所吃食物在体内“燃烧”而来，他首先提出将食物成分分为糖类、脂类和蛋白质类物质，并对代谢(metabolism)下了定义，还写成了最早的两本近代生物化学的专著《化学在农业和生理学上的应用》和《动物化学或有机化学在生理学及病理学上的应用》。自此以后，各国的研究人员开始对组成生物体的糖类、脂类和蛋白质等物质展开详尽的研究。

法国微生物学家Louis Pasteur(1822—1895)认为酵母中存在一种酵素(ferment)，Liebig进一步指出酵母中的酵素是可溶性蛋白质类物质，1876年Wilhelm Kuhne(1837—1900)将这种酵素定名为酶(enzyme)。

Emil Fischer(1852—1919)被誉为生物化学之父，1894年他首先提出酶的专一性及酶作用的“锁-钥”学说，证明了酶的作用机制，20世纪初期他证明了蛋白质是由氨基酸连接而成的长链，对单糖的发现和结构的阐明也做出了杰出贡献。1897年，Buchner用酵母无细胞提取液使葡萄糖发酵产生乙醇和 CO_2 ，证实了酶的催化作用，开启了在体外分析生物体内化学反应的道路。1926年，J. B. Sumner(1904—1971)首次从刀豆中得到脲酶结晶，并证明其本质为蛋白质。酶的发现及其作用机制的揭示在生物化学发展史上具有极其重要的历史意义，人们逐渐认识到酶是一切生命活动的基础，是体内一切化学变化的催化剂。同时期，我国生物化学家吴宪在血液分析方面，创立的血滤液制备与血糖测定等方法迄今还为人们所采用，他还提出了为大家所公认的蛋白质变性学说。

20世纪30年代英国生物化学家、诺贝尔奖获得者Hans A. Krebs(1900—1981)提出了著名的尿素循环(1933年，Krebs和Henseleit)及三羧酸循环(1937)。这一时期的生物化学主要研究物质的代谢过程及其调控。

(三) 现代——生物化学的飞速发展

从20世纪50年代开始，生物化学的发展突飞猛进，进入了在分子水平上探讨生物分子结构与功能之间关系的时期，即机能生物化学阶段。1950年，美国化学家、诺贝尔奖获得者Linus C. Pauling(1901—1994)利用X射线衍射技术研究了蛋白质的二级结构，提出了著名的蛋白质 α 螺旋(α -helix)结构。其次是Frederick Sanger(1918—)于1953年发表了胰岛素分子中51个氨基酸序列的研究成果，此项工作在蛋白质结构研究上具有突破性意义，为蛋白质结构的研究开辟了道路。在蛋白质二级结构研究的启示下，1953年James D. Watson(1928—)与Francis H. C. Crick(1916—2004)发表了DNA的双螺旋结构模型，这一报道被认为是分子生物学的开端。1958年，Crick揭示了生物遗传信息传递的中心法则，总结了生物体内遗传信息的流动规律。1965年，我国研究人员采用人工合成的方法，