

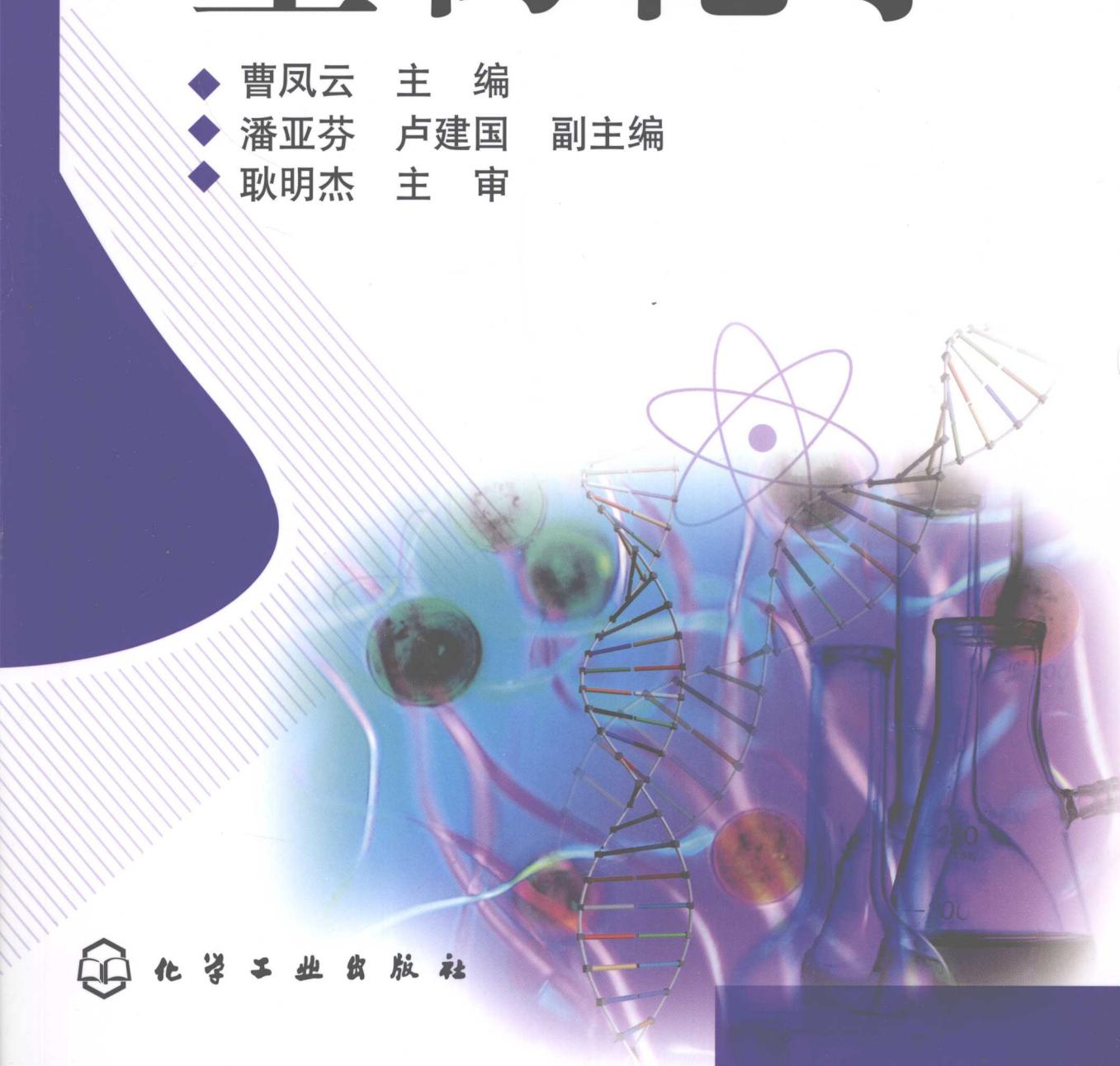


高职高专“十一五”规划教材

■ GAOZHI GAOZHUAN “SHIYIWU” GUIHUA JIAOCAI

# 生物化学

- ◆ 曹凤云 主 编
- ◆ 潘亚芬 卢建国 副主编
- ◆ 耿明杰 主 审



化学工业出版社

# 高职高专“十一五”规划教材

# 生物化学

曹凤云 主编

潘亚芬 卢建国 副主编

耿明杰 主审



化 学 工 业 出 版 社

· 北京 ·

本教材分为基础理论与实训两部分。理论内容包括核酸、蛋白质、酶与维生素、生物氧化、糖代谢、脂肪代谢、核酸与蛋白质的分解与合成代谢、物质代谢的调节及水与无机盐代谢共 10 章；实训内容有核酸与蛋白质的提取、纯化及测定技术、氨基酸分离与测定技术、酶活力检测技术，血糖、血脂、维生素 C 含量及酮体的测定技术等项目。每章还附有相关类型习题。

本教材凸显高职教育的特点，注重以能力为本位，将必需的基础知识和实用技能接轨，强化应用性基本技能的训练。可作为生物技术、生物制药、动物医学、食品加工、食品营养与检测及环境工程等专业的教材，也可供其他专业学生、教师及技术人员参考。



编著者 曹凤云  
主编 曹凤云  
副主编 郭庆睿  
责任校对 陶燕华

### 图书在版编目 (CIP) 数据

生物化学/曹凤云主编. —北京：化学工业出版社，2008. 7

高职高专“十一五”规划教材

ISBN 978-7-122-03194-5

I. 生… II. 曹… III. 生物化学-高等学校：技术学院-教材 IV. Q5

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2008) 第 106647 号

---

责任编辑：窦臻 郭庆睿

文字编辑：俞方远

责任校对：陶燕华

装帧设计：韩飞

---

出版发行：化学工业出版社（北京市东城区青年湖南街 13 号 邮政编码 100011）

印 刷：北京云浩印刷有限责任公司

装 订：三河市前程装订厂

787mm×1092mm 1/16 印张 11 字数 273 千字 2008 年 9 月北京第 1 版第 1 次印刷

---

购书咨询：010-64518888（传真：010-64519686） 售后服务：010-64518899

网 址：<http://www.cip.com.cn>

凡购买本书，如有缺损质量问题，本社销售中心负责调换。

---

定 价：19.80 元

版权所有 违者必究

## 编 写 人 员

主 编 曹凤云 (黑龙江农业工程职业学院)

副 主 编 潘亚芬 (黑龙江农业经济职业学院)

卢建国 (黑龙江农垦职业学院)

参编人员 (按姓名笔画排列)

卢建国 (黑龙江农垦职业学院)

白喜春 (黑龙江省粮食职业学院)

刘景辉 (牡丹江大学)

孙洁心 (黑龙江农垦职业学院)

李 煒 (黑龙江生物科技职业学院)

姜 鑫 (黑龙江农业经济职业学院)

曹凤云 (黑龙江农业工程职业学院)

曹延华 (牡丹江大学)

潘亚芬 (黑龙江农业经济职业学院)

潘亚男 (肇源县人民医院)

主 审 耿明杰 (黑龙江农业工程职业学院)

# 前 言

《生物化学》是高职高专“十一五”规划教材，根据教育部教高〔2006〕1号等文件精神，依照生物技术、生物制药、动物医学、食品等专业教学计划的要求，在教学大纲的指导下编写而成。

生物化学是一门专业基础课，涉及面广，应用性较强。随着现代科技的发展，它已成为生命科学中诸多学科的重要基础与支柱，食品、医疗、药品生产及环保行业都与生物化学密切相关。本教材在编写过程中，立足于生物技术、生物制药、动物医学、食品加工、食品营养与检测及环境工程等专业的实际需要，结合生物化学的特点，设计了引领学习的知识目标和能力目标，正确处理了知识、能力与素质的关系，充分体现了高职教育特色。认真贯彻和遵守应用性、实用性、综合性和先进性的原则。基本理论以应用为目的，以必需够用为度，突出技能培养与训练。根据相关行业发展现状，结合生产第一线对人才的要求，本教材设置了最佳的教学内容，简化了陈旧及繁琐理论，及时补充新知识与新技术；加大实践教学的比重，减少验证性、演示性实验，增加综合性和设计性实践项目；融“教、学、做”为一体，实现教学与实际生产接轨，为专业课学习构筑平台。

根据实际教学条件，对教学内容可作必要的时序调整，有些内容可先讲后练，也可先练后讲，亦可边讲边练，以期达到理想的教学效果。

本教材结构紧凑，内容精练，图文并茂，文字通俗易懂，应用实例丰富，具有针对性和地域性，可作为相关学校的教学用书，也可供行业技术人员参考，便于学生自学。

本教材分为理论与实训两部分，共计10章、11个实训项目。黑龙江农业工程职业学院曹凤云主编，并编写第3、6章；绪论及第10章由卢建国编写；第1章由曹延华编写；第2章及实训2、3、5、8、10由刘景辉编写；第4章由潘亚芬编写；第5章由潘亚男编写；第7章由李煜编写；第8章由孙洁心编写；第9章由姜鑫编写；实训1、4、6、7、9、11由白喜春编写。

本教材在编写过程中参考了一些相关教材的数据、文献和资料，并得到编写学院及多位专家的大力支持，特别是黑龙江农垦职业学院医学系李珠男教授热情帮助，黑龙江农业工程职业学院动物科学系主任耿明杰教授对全书进行审定，并提出宝贵意见，在此一并向有关专家和作者表示衷心感谢。由于编者水平有限，加之成稿仓促，书中不足之处在所难免，敬请广大读者批评指正，以便再版修订。

编者

2008年5月

# 目 录

<b>绪论</b> .....	1	<b>二、根据电离性质不同的分离纯化技术</b> .....	25
一、生物化学的研究对象和任务 .....	1	1 常规分离方法 .....	25
二、生物化学的发展 .....	1	习题 .....	25
三、生物化学与其他生命科学及医药学的关系 .....	2		
习题 .....	3		
<b>第一章 核酸</b> .....	4	<b>第三章 酶与维生素</b> .....	27
第一节 核酸的组成 .....	4	第一节 酶的概述 .....	27
第二节 核酸的分子结构 .....	7	一、酶的概念及组成 .....	27
一、核酸的一级结构 .....	7	二、酶催化作用的特点 .....	28
二、DNA 的空间结构 .....	7	第三节 酶的结构与催化作用机理 .....	30
三、RNA 二、三级结构 .....	10	一、酶的结构与酶原激活 .....	30
第三节 核酸的性质 .....	11	二、中间产物学说 .....	31
一、核酸的一般性质 .....	11	三、诱导契合学说 .....	31
二、核酸的紫外吸收性质 .....	11	四、酶的活力 .....	32
三、核酸的变性、复性和 DNA 杂交 .....	11	第三节 影响酶促反应速率的因素 .....	32
习题 .....	12	一、底物浓度对酶促反应速率的影响 .....	33
<b>第二章 蛋白质</b> .....	14	二、酶浓度对酶促反应速率的影响 .....	33
第一节 蛋白质的分子组成 .....	14	三、温度对酶促反应速率的影响 .....	34
一、蛋白质的元素组成 .....	14	四、pH 对酶促反应速率的影响 .....	34
二、蛋白质的基本结构单位——氨基酸 .....	14	五、激活剂和抑制剂对酶促反应速率的影响 .....	35
氨基酸 .....	14		
三、蛋白质的分类 .....	17	<b>第四节 维生素和辅酶</b> .....	37
第二节 蛋白质的分子结构 .....	19	一、维生素概述 .....	38
一、蛋白质的一级结构 .....	19	二、水溶性维生素 .....	38
二、蛋白质的空间结构 .....	20	三、脂溶性维生素 .....	44
三、蛋白质的结构与功能的关系 .....	22		
第三节 蛋白质的性质 .....	23	<b>第五节 酶的应用</b> .....	47
一、蛋白质的两性解离与等电点 .....	23	一、酶在医学方面的应用 .....	47
二、蛋白质的胶体性质 .....	23	二、酶在其他领域的应用 .....	47
三、蛋白质的变性 .....	24	习题 .....	48
四、蛋白质的颜色反应 .....	24		
第四节 蛋白质的分离纯化技术 .....	24	<b>第四章 生物氧化</b> .....	50
一、根据溶解度不同的分离方法 .....	25	第一节 生物氧化概述 .....	50
		一、生物氧化的方式及特点 .....	50
		二、生物氧化的类型 .....	50
		第二节 线粒体生物氧化体系 .....	51
		一、电子传递链的组成 .....	51
		二、线粒体内主要的电子传递链 .....	52
		第三节 生物氧化中能量的产生与利用 .....	53

一、高能键与高能化合物	53	三、核苷酸的合成代谢	96
二、ATP 的生成	53	第二节 蛋白质的分解代谢	99
三、能量的储存、转移和利用	55	一、蛋白质的降解	100
习题	55	二、氨基酸的一般分解代谢	101
<b>第五章 糖代谢</b>	56	三、个别氨基酸代谢	106
第一节 糖概述	56	第三节 色谱技术	107
一、糖的生理功能	56	一、色谱分离的原理	107
二、血糖及其调节	56	二、常用的色谱方法	107
第二节 糖分解代谢	58	习题	109
一、糖的无氧分解	58	<b>第八章 核酸与蛋白质的合成代谢</b>	111
二、糖的有氧分解	62	第一节 DNA 的生物合成——复制	111
三、磷酸戊糖途径	66	一、DNA 的复制	111
第三节 糖异生作用	68	二、DNA 的损伤和修复	114
一、糖异生途径的反应过程	68	第二节 RNA 的生物合成——转录	115
二、糖异生的生理意义	68	一、RNA 的转录	115
第四节 糖原代谢	69	二、RNA 的转录后加工	116
一、糖原的合成代谢	69	第三节 蛋白质的生物合成——翻译	117
二、糖原的分解代谢	70	一、蛋白质的生物合成体系	117
三、糖原代谢的调节	71	二、氨基酸的活化	120
第五节 糖的化学检测技术	71	三、肽链的起始	121
一、定性检测技术	71	四、肽链的延伸	122
二、定量检测技术	72	五、肽链的终止与释放	123
习题	73	六、肽链合成后的加工	123
<b>第六章 脂肪代谢</b>	75	第四节 分子生物学基本技术简介	124
第一节 脂类概述	75	一、多聚酶链式反应 (PCR) 技术	124
一、脂的组成	75	二、DNA 重组技术	124
二、脂的生理功能	77	习题	125
三、脂的消化和吸收	77	<b>第九章 物质代谢的调节</b>	128
四、脂肪的储存、动员和运输	78	第一节 物质代谢的器官特异性概述	128
第二节 脂肪的分解代谢	80	一、物质代谢的相互关系	128
一、甘油的分解代谢	80	二、物质代谢的器官特异性	129
二、脂肪酸的分解代谢	80	第二节 物质代谢调节	131
三、酮体的生成和利用	84	一、酶与细胞水平调节	131
第三节 脂肪的合成代谢	85	二、激素对物质代谢的调节	132
一、 $\alpha$ -磷酸甘油的生成	86	三、整体水平的代谢调节	133
二、脂肪酸的合成	86	习题	133
三、脂肪的合成	89	<b>第十章 水与无机盐的代谢</b>	134
第四节 脂代谢的调节	90	第一节 水及体液代谢	134
一、营养状态对脂代谢的调节	90	一、水的生理功能	134
二、激素对脂代谢的调节	90	二、水的摄入与排出	134
习题	90	三、体液	135
<b>第七章 核酸与蛋白质的分解代谢</b>	93	第二节 电解质与无机盐代谢	137
第一节 核酸的分解代谢	93	一、电解质的生理功能	137
一、核酸的酶促降解	93	二、无机盐代谢	138
二、核苷酸的分解代谢	94	三、微量元素的代谢	141

习题	143
<b>第十一章 生物化学实训</b>	146
实训一 酵母 RNA 的提取	146
实训二 氨基酸的纸色谱法分离	147
实训三 血清蛋白醋酸纤维薄膜电泳	149
实训四 双缩脲法测定蛋白质含量	151
实训五 影响酶活力的因素	152
实训六 维生素 C 的定量测定	155
实训七 蛋白水解酶活力的测定	157
实训八 血糖的测定 (Folin-Wu 法)	159
实训九 血清总脂的测定	162
实训十 酮体的生成和测定	163
实训十一 蛋白质的透析	165
<b>参考文献</b>	167

参考文献 ..... 167

# 绪 论

生物化学是研究生物体的化学组成和生命过程中化学变化规律的科学。

一、生物化学的研究对象和任务

生物化学（biochemistry）是研究生物体的化学组成和生命过程中化学变化规律的科学。它主要采用化学、生物学、物理学等原理和方法，从分子水平上探讨生物体的化学组成、变化（物质代谢）以及生命现象的本质，故又称生命的化学。生物化学是所有生命科学的基础，生理学、药理学、微生物学、食品科学等都应用生物化学的原理和方法。这些学科与生物化学有着广泛的联系与交叉，因此生物化学已成为生命科学领域的前沿学科。

生物化学的研究对象是生物体，包括动物、植物和微生物。地球上现存的生物大约为200多万种。虽然它们的结构和形态各异，生活和生长方式各不相同，但它们都是由相似的“元素”组成。组成生物体的重要物质除核酸、蛋白质、糖类、脂类、无机盐和水外，还有含量较少，但对生命活动极为重要的维生素、激素和微量元素。这些物质种类繁多，结构复杂，是一切生命的物质基础。

生物化学的任务之一就是研究生物体的化学组成、结构、性质、生理功能及结构与功能之间的关系，这些内容也称为静态生物化学。

生物体的组成十分复杂，不同的生物体具有不同的化学组成。如人体中仅蛋白质种类就超过十万种，不同的蛋白质分子，有着不同的结构，具有不同的功能。生物体中的大分子有机化合物不是杂乱无章地在一起，而是以一定的组织形式，构成一定的能够体现各种功能的有序的生物学结构，故简称生物分子。通常将相对分子质量较大的核酸、蛋白质等称为生物大分子，生物大分子的重要特征之一是具有信息功能，故又称为生物信息分子。目前对于核酸、蛋白质等生物大分子的化学组成已经完全清楚，结构与功能的研究也取得了突破性进展。

生命的基本特征是新陈代谢，生物体通过新陈代谢获得生命活动所需的能量，合成生物体所需的各种物质，排除生物体内的代谢废物。生物体内的代谢既要适应环境的变化，又要相互协调，所以生物体内有复杂的代谢调节机制。研究生物体内物质代谢途径及其规律、物质代谢与能量代谢的关系、代谢的调节机制也是生物化学的重要任务，这些内容称为动态生物化学。

生物体具有生长、发育、遗传和变异等复杂的生命现象。研究生物分子的结构、代谢与生命现象之间的关系称为机能生物化学。机能生物化学也是生物化学最活跃的研究领域。

## 二、生物化学的发展

生物化学的发展同化学和生物学的发展密切相关，它是一门既古老又年轻的学科。生物化学既有悠久的发展历史，又有近代许多重大的进展和突破。生物化学知识的萌芽可追溯到古代，但直到20世纪初，生物化学才成为一门独立的学科。根据生物化学研究的内容不同，生物化学的发展可分为以下三个阶段。

第一阶段：从19世纪末到20世纪30年代，主要对生物体的组成成分进行分离、纯化、测定结构、合成及理化性质的研究。这一阶段主要是静态生物化学阶段。

第二阶段：从20世纪30年代到20世纪50年代，主要对生物体内糖、脂肪、蛋白质等

## 2 | 生物化学

物质的各种代谢途径进行研究。因此，这一阶段主要是动态生物化学阶段。如 19 世纪 30 年代德国生物化学家对糖酵解进行了深入的研究，到 19 世纪 40 年代糖酵解途径已被阐明；1953 年，克雷布斯（Hans Adolf Krebs）因发现三羧酸循环获得了诺贝尔奖；随后，脂、核酸等代谢途径也相继被阐明。

第三阶段：从 20 世纪 50 年代以后，主要研究生物大分子的结构与生理功能之间的关系，生物化学进入机能生物化学阶段。1953 年沃森（Watson）和克里克（Crick）提出了著名的 DNA 双螺旋结构模型，随后证明了遗传的中心法则，使生物化学进入了快速发展时期，推动了生命科学各个领域间的交叉渗透和深入研究，产生了分子生物学。

由于电泳、色谱（旧称层析）、高效色谱、超速离心分离、电镜等分离测定方法的不断出现和应用，生物化学得到了空前的发展。特别是工具酶的使用，使 DNA 体外重组成为可能。DNA 重组技术的成功，为基因工程的发展铺平了道路。现在根据人的意愿改造蛋白质的结构已经成为现实。基因工程使培育特殊的生物成为可能，现在人们利用基因改造和重组的方法培育出了人们所需要的动物、植物和微生物良种。基因工程的发展还为控制和治疗遗传性疾病提供了根本的解决途径。

我国在生物化学的某些方面的研究也取得了世人瞩目的成就。1965 年，我国在世界上首次人工合成了具有生物活性的结晶牛胰岛素，为生物活性蛋白质的人工合成开辟了道路。1971 年，我国的科研人员用 X 射线衍射法测定了牛胰岛素分子的空间结构，分辨率为 0.18nm，跨入了世界先进行列。1981 年，我国在世界上首次合成了具有生物活性的酵母丙氨酸转移核糖核酸，使我国在该领域的研究达到了世界先进水平。随着技术的发展，人类认识自身的科学研究“人类基因组计划”正式启动，这项宏大的科学建筑工程由中国、美国、英国、法国、德国、日本六个国家的科学家共同完成。2000 年 6 月 26 日，包括中国在内的六个国家的科学家共同宣布，人类有史以来第一个基因组“工作框架图”绘制完成，这是人类历史上值得“载入史册的一天”。2001 年 8 月 26 日，人类基因组计划中国部分测序项目汇报及联合验收会在北京召开，这标志着人类基因组“中国卷”通过国家验收。

### 三、生物化学与其他生命科学及医学的关系

在现代生命科学领域中，生物化学是中心学科，它与其他学科有着密切的关系。生物化学是其他生命科学的基础，特别是生理学、微生物学、遗传学、细胞学、分子生物学、生物技术、医药科学等各学科的基础。所有生命科学的发展都离不开生物化学的理论和技术的进步，现在以生物化学为基础的生命科学已成为 21 世纪最有前途的学科。

生物化学理论和技术已渗透到生命学科的各个领域，对医药卫生和临床实践都具有重要意义。生物化学既是重要的医学基础学科，又与医学的发展密切相关并相互促进。各种疾病发病机制的阐明，诊断手段、治疗方案、预防措施等的实施，都需要依据生物化学的理论和技术。如糖类代谢紊乱导致的糖尿病，脂类代谢紊乱导致的动脉粥样硬化，氨代谢异常与肝性脑病，胆色素代谢异常与黄疸，维生素缺乏症等都早已为世人所公认。体液中各种无机盐类、有机化合物和酶类等的检测早已成为疾病的常规指标。

随着生物化学的飞速发展，不仅许多疑难疾病的发病机制相继被阐明，而且随着诸多诊断检测技术和方法的不断创建，为许多疾病的预防和治疗提供了全新的手段。如癌基因的发现，证明它在正常情况下并不引起细胞癌变，只有在某些理化因素或病毒以及情感等因素的作用下，才能被激活而导致细胞癌变，这为最终根治恶性肿瘤奠定了基础。

生物化学与其他基础医学课程也是密不可分的。生物学、组织学、生理学、微生物学、

免疫学、药理学等学科的研究已深入到分子水平，生物化学的内容已是所有生物学科的必要知识。生物学科领域中，对核酸的研究是遗传学的中心内容；免疫学大量采用生化原理和生化技术；微生物学研究也需要应用生化知识和技术。生物化学也是临床医学的重要基础，从生物化学角度来说，代谢过程的紊乱即表现为疾病，生物化学与疾病的病因、发病机制、诊断、治疗都密切相关。可见，生物化学在这些学科中处于中心地位。由于各学科研究已深入到分子水平，使各学科已有界限被打破，生物化学已渗透到各学科之中，甚至成为它们的“共同语言”。

生物化学与药学的关系十分密切。药学和药理学在很大程度上是以生物化学和生理学为基础的，由于大多数药物都是通过酶催化反应进行代谢，因此要了解药物在体内如何进入细胞，在细胞内如何代谢转化，并在分子水平上讨论药物作用机制等，都必须以生物化学知识为基础。由于生物化学理论和技术大量应用于药理学研究，使药理学研究深入发展，并派生出生化药理学和分子药理学。生化药物是一类用生物化学理论和技术制取的具有治疗作用的生物活性物质，目前常用的生化药物已有 200 余种。20 世纪 80 年代生物化学已进入生物工程的崭新领域，现代生物工程技术（发酵工程、酶工程、细胞工程和基因工程等）的应用，为生物化学药物生产开拓了广阔前景。

## 习题

1. 生物化学的研究对象是什么？
2. 查找资料，说明生物化学知识在日常生活及生命科学中有哪些应用？

## 第十一章 脂类

本章主要介绍脂类的分类、结构、功能及其在生物体中的分布和作用。

脂类是由甘油和脂肪酸组成的酯类化合物，广泛存在于动植物组织中。根据脂肪酸的性质，可将脂类分为饱和脂肪酸和不饱和脂肪酸。

饱和脂肪酸是指所有的碳原子都形成了单键，没有双键或三键的脂肪酸。饱和脂肪酸在室温下呈固态，如硬脂酸、棕榈酸等。

不饱和脂肪酸是指含有一个或多个双键的脂肪酸，如油酸、亚油酸等。

图 11-1 脂肪酸的结构



要从细胞中提取核酸，首先必须将细胞破碎。破碎的方法有多种，如酶解法、超声波破碎法、冷冻研磨法等。破碎后，细胞内的核酸被释放出来，此时的核酸称为粗提取物。粗提取物中的核酸可能含有大量的杂质，如蛋白质、多糖、脂类等。因此，需要对粗提取物进行纯化处理，以去除杂质，获得较为纯净的核酸。

# 第一章 核 酸

① 掌握核酸的组成、结构及其理化性质。

## 第一节 核酸的组成

核酸分子由 C、H、O、N、P 等元素组成，其中 P 的含量变化不大，DNA 中 P 的平均含量约为 9.2%，RNA 中 P 的平均含量约为 9.0%。所以，通过测定磷的含量可以确定样品中核酸的含量。

核酸是许多核苷酸通过酯键缩合而成的生物大分子。每个核苷酸分子都由 1 分子的碱基（嘌呤碱或嘧啶碱）、1 分子戊糖（核糖或脱氧核糖）和 1 分子磷酸缩合而成，用完全水解方法可获得这些组分。核酸水解过程见图 1-1。

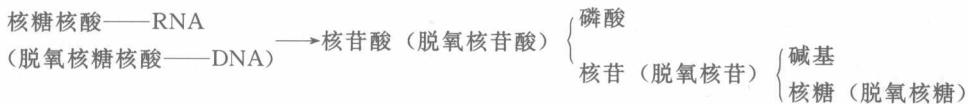
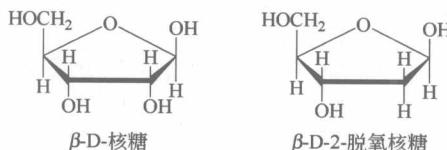


图 1-1 核酸水解过程

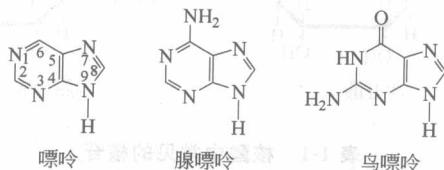
### 1. 核糖和脱氧核糖

RNA 和 DNA 两类核酸所含戊糖的种类不同。RNA 含有  $\beta$ -D-核糖，DNA 中含有  $\beta$ -D-2-脱氧核糖。核糖与脱氧核糖的结构如下：



## 2. 嘌呤碱和嘧啶碱

核酸中含有碱基，按其核心结构不同可分为两大类。一类为嘌呤碱基，核酸中的嘌呤碱基主要有腺嘌呤和鸟嘌呤两种。此外，也包括一些修饰碱基，如次黄嘌呤、黄嘌呤等许多形式。常见嘌呤碱基结构如下：



另一类为嘧啶碱基，主要有胞嘧啶、尿嘧啶和胸腺嘧啶三种。此外，还含有一些重要的修饰碱基，如二氢尿嘧啶、4-硫尿嘧啶等多种碱基。常见嘧啶碱基结构如下：



碱基常用开头的大写字母进行表示，如腺嘌呤（adenine）为 A，鸟嘌呤（guanine）为 G，胞嘧啶（cytosine）为 C，尿嘧啶（uracil）为 U，胸腺嘧啶（thymine）为 T。

## 3. 核苷

核苷是由核糖或脱氧核糖与嘌呤碱或嘧啶碱缩合而成的糖苷。常见的核苷主要是由戊糖上的 1 位碳原子与嘌呤碱的第 9 位氮原子或嘧啶碱的第 1 位氮原子相连而成的。部分核苷结构如下：



虽然核苷的连接方式比较简单，但 RNA 和 DNA 所含核苷的种类是有差异的。核酸中常见核苷的种类、全称、简称和缩写符号见表 1-1。

核苷也有其他连接方式。在前面介绍的修饰碱基中，有些修饰碱基与糖形成的核苷也比较重要。如：次黄苷或肌苷（或“*I*”）、黄嘌呤核苷（或“*X*”）、二氢尿嘧啶核苷（或“*D*”）和假尿嘧啶核苷（或“*Ψ*”），它们在有些 RNA 中含量还是较高的。

## 4. 核酸的基本结构单位——核苷酸

核糖是核苷酸的重要组分，从结构上讲，它的 5'、3' 和 2' 位上分别有三个自由羟基，这三个羟基可分别与磷酸酯化成 5'-核苷酸、3'-核苷酸和 2'-核苷酸三种形式。而脱氧核苷酸中含有的是脱氧核糖，只有 3'-脱氧核苷酸和 5'-脱氧核苷酸两种形式。其中 5'-核苷酸和 5'-脱氧核苷酸为常见形式，通常简称为核苷酸和脱氧核苷酸。部分核苷酸和脱氧核苷酸结构如下：

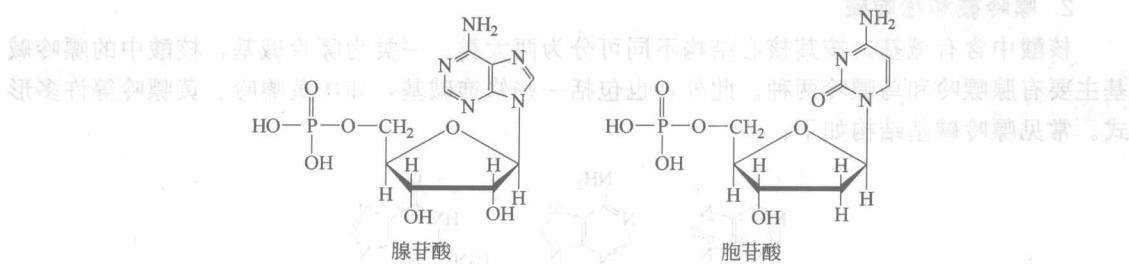


表 1-1 核酸中常见的核苷

碱基	RNA(含:核糖)			DNA(含:脱氧核糖)		
	全称	简称	缩写符号	全称	简称	缩写符号
腺嘌呤	腺嘌呤核苷	腺苷	A	腺嘌呤脱氧核苷	脱氧腺苷	dA
鸟嘌呤	鸟嘌呤核苷	鸟苷	G	鸟嘌呤脱氧核苷	脱氧鸟苷	dG
胞嘧啶	胞嘧啶核苷	胞苷	C	胞嘧啶脱氧核苷	脱氧胞苷	dC
尿嘧啶	尿嘧啶核苷	尿苷	U	—	—	—
胸腺嘧啶	—	—	—	胸腺嘧啶脱氧核苷	脱氧胸苷	dT

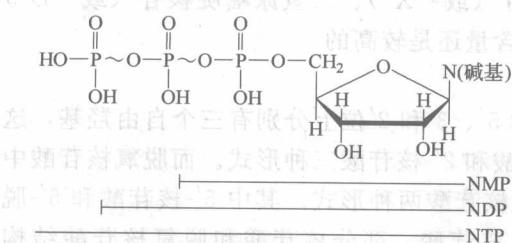
核糖核酸和脱氧核糖核酸中所含有的核苷酸种类、全称、简称及缩写符号不同（表 1-2）。

表 1-2 常见的核苷酸

RNA(核糖核苷酸)			DNA(脱氧核糖核苷酸)		
全 称	简 称	缩写符号	全 称	简 称	缩写符号
腺嘌呤核苷酸	腺苷酸	AMP	腺嘌呤脱氧核苷酸	脱氧腺苷酸	dAMP
鸟嘌呤核苷酸	鸟苷酸	GMP	鸟嘌呤脱氧核苷酸	脱氧鸟苷酸	dGMP
胞嘧啶核苷酸	胞苷酸	CMP	胞嘧啶脱氧核苷酸	脱氧胞苷酸	dCMP
尿嘧啶核苷酸	尿苷酸	UMP	胸腺嘧啶脱氧核苷酸	脱氧胸苷酸	dTMP

核苷酸也可用核苷单字符加小写字母 p 表示，如 5'-胞苷酸可将单字符左侧加 p 表示为 pC，而加在右侧表示 3'-胞苷酸 (Cp)。

核苷酸分子中的磷酸基可以与 1 分子磷酸缩合，脱掉 1 分子水，生成核苷二磷酸 (NDP)；后者继续与 1 分子磷酸缩合，生成核糖核苷三磷酸 (NTP)，甚至连有更多磷

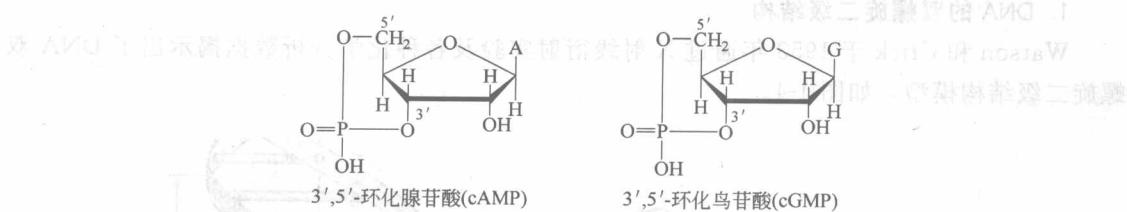


酸残基的形式。这些磷酸化合物中含有高能磷酸键，用“~”表示，它的打开会放出大量的能量，从而对生物系统化学能的储藏和利用起着关键的作用。腺苷酸及其高能磷酸化合物见图 1-2。

核苷酸的磷酸基还可以和自身上的羟基酯化成环化核苷酸，主要是 3',5'-环化腺苷酸和

图 1-2 腺苷酸及其高能磷酸化合物

$3',5'$ -环化鸟苷酸，它们的结构式如下：



这两种环化核苷酸是在细胞内被称为第二信使类物质的两种重要成员，执行着多种生理功能，如 cAMP 可接受来自于膜外第一信使传递的信息而起到转导的作用，具有引起  $\text{Ca}^{2+}$  与骨骼肌的肌钙蛋白结合引起肌肉收缩的功能，活化酶蛋白与非酶蛋白的功能等。

## 第二节 核酸的分子结构

DNA 和 RNA 的结构都是有层次的，它们大体上都可分为一级结构和高级结构。往往一级结构中包含着决定高级结构的因素，对生物种群亲缘关系的远近和先天性疾病的研究有重要帮助，而高级结构往往与其自我复制和转录关系密切。

### 一、核酸的一级结构

DNA 是由数量庞大的四种脱氧核苷酸 (dAMP、dGMP、dCMP、dTTP) 组成的，它们通过酯键连接在一起成链状，DNA 的一级结构就是指这些脱氧核苷酸在这条链上的排列顺序。这个酯键被称为  $3',5'$ -磷酸二酯键，是一个磷酸分子分别和两分子核苷酸的核糖的  $3'-\text{OH}$  和  $5'-\text{OH}$  酯化而形成的结构。图 1-3 是部分多脱氧核苷酸片段形式及表示，这个结构片段也同样可用核苷酸单字符来书写为 pApGpT 或 pAGT。此外，核酸生物合成的聚合反应都是沿着  $5' \rightarrow 3'$  的方向进行的。

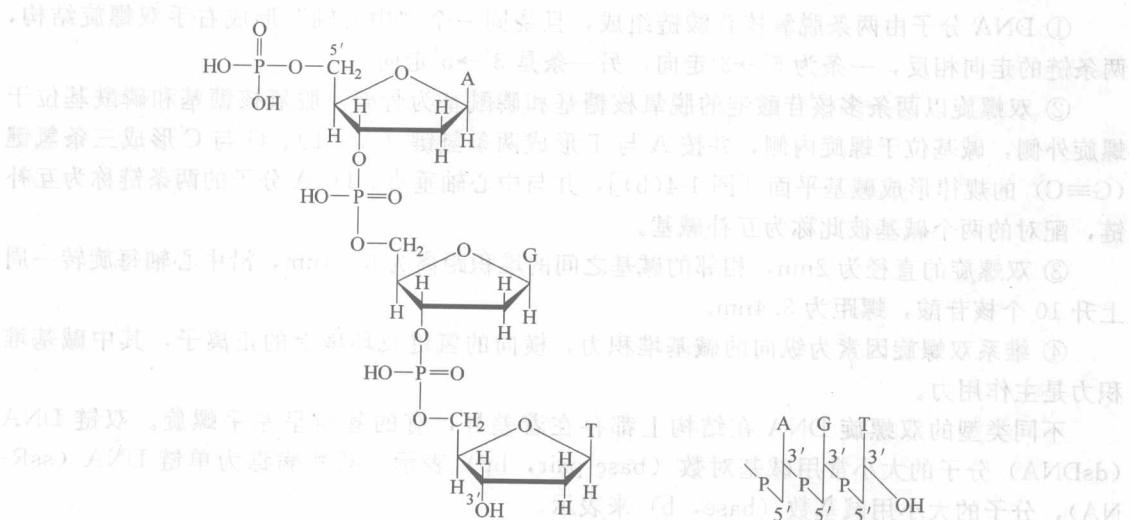


图 1-3 部分多脱氧核苷酸片段形式及表示

### 二、DNA 的空间结构

DNA 的空间结构也称为 DNA 的高级结构，是指 DNA 分子在一级结构的基础上进一步

叠绕曲形成的二级结构、三级结构。

### 1. DNA 的双螺旋二级结构

Watson 和 Crick 于 1953 年通过 X 射线衍射实验及各种化学分析数据揭示出了 DNA 双螺旋二级结构模型，如图 1-4。

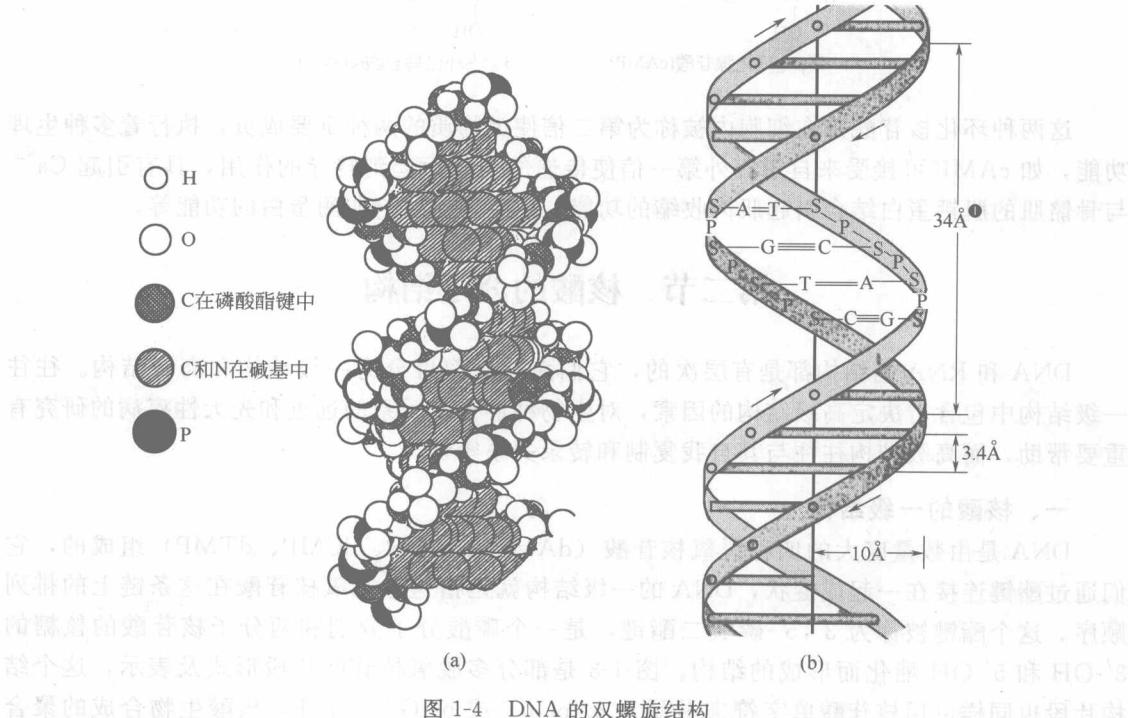


图 1-4 DNA 的双螺旋结构

DNA 双螺旋结构模型的要点如下。

① DNA 分子由两条脱氧核苷酸链组成，且绕同一个“中心轴”形成右手双螺旋结构，两条链的走向相反，一条为  $5' \rightarrow 3'$  走向，另一条是  $3' \rightarrow 5'$  走向。

② 双螺旋以两条多核苷酸链的脱氧核糖基和磷酸基为骨架。脱氧核糖基和磷酸基位于螺旋外侧，碱基位于螺旋内侧，并按 A 与 T 形成两条氢键 (A=T)、G 与 C 形成三条氢键 (G≡C) 的规律形成碱基平面 [图 1-4(b)]，并与中心轴垂直。DNA 分子的两条链称为互补链，配对的两个碱基彼此称为互补碱基。

③ 双螺旋的直径为 2nm，相邻的碱基之间的堆积距离为 0.34nm，沿中心轴每旋转一周上升 10 个核苷酸，螺距为 3.4nm。

④ 维系双螺旋因素为纵向的碱基堆积力，横向的氢键及环境上的正离子，其中碱基堆积力是主作用力。

不同类型的双螺旋 DNA 在结构上都存在着差异，有的甚至呈左手螺旋。双链 DNA (dsDNA) 分子的大小常用碱基对数 (base pair, bp) 表示，某些病毒为单链 DNA (ssDNA)，分子的大小用碱基数 (base, b) 来表示。

### 2. DNA 的三级结构

DNA 三级结构就是其双螺旋链进一步扭曲形成的结构，以超螺旋为主。

①  $1\text{Å} = 10^{-10}\text{m} = 0.1\text{nm}$ 。

有些生物，如某些病毒、细菌质粒、真核生物的线粒体和叶绿体及某些的染色体 DNA 为双链环形 DNA。这些 DNA 双螺旋链可在扭曲张力作用下，再次螺旋化形成超螺旋（图 1-5）。

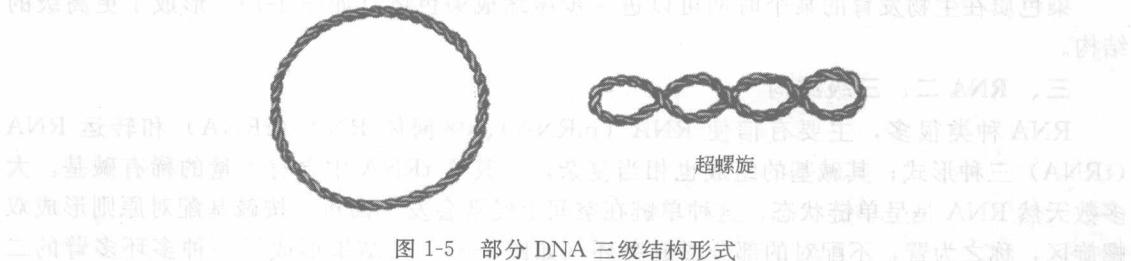


图 1-5 部分 DNA 三级结构形式

此外，还有一些 DNA 是双螺旋线形分子，它们也可进一步扭曲成三级结构。例如，真核生物和某些病毒的染色质，由线状 DNA 缠绕在组蛋白八聚体形成核小体，进而串成的念珠

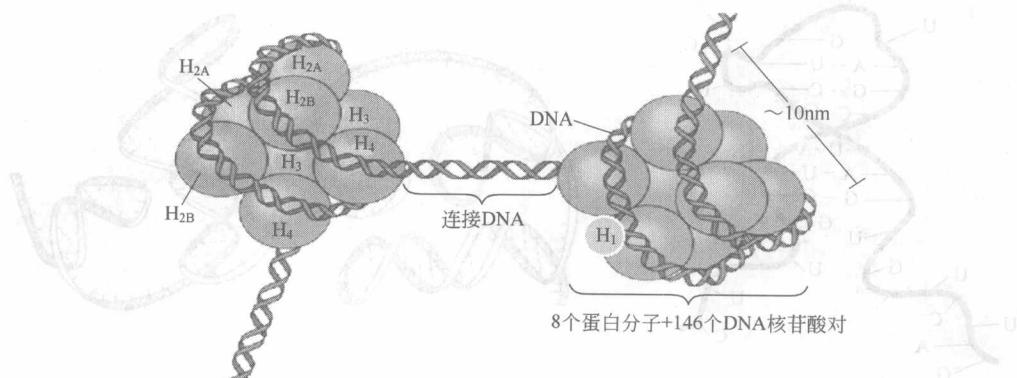


图 1-6 核小体的结构示意

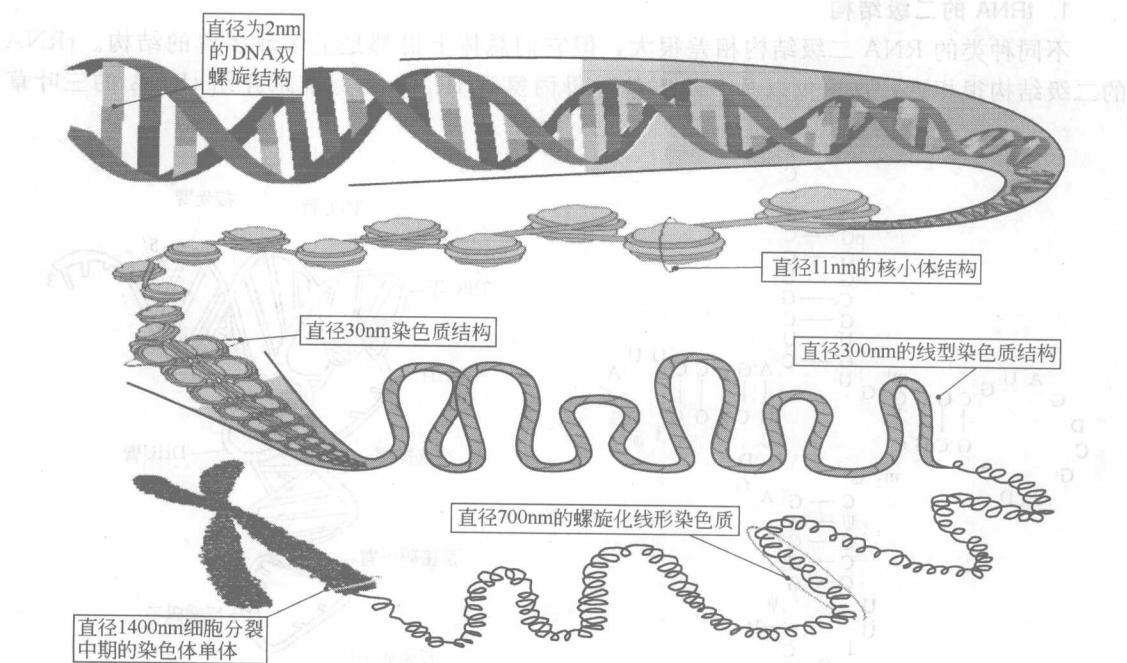


图 1-7 染色体渐成示意