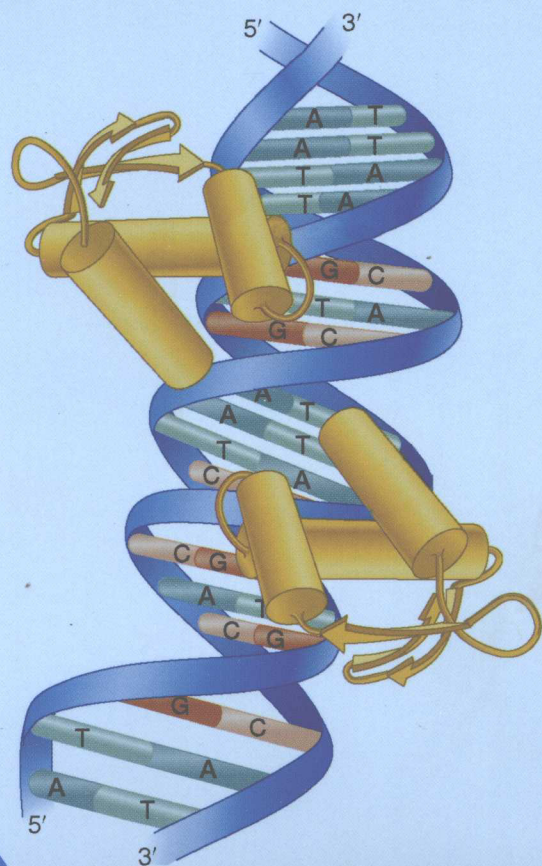




生物化学

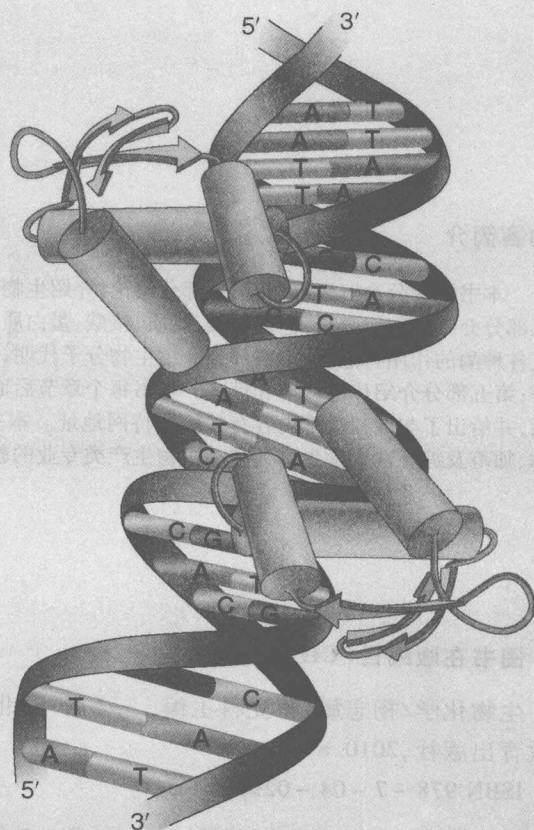
(第2版)

主编 杨志敏 蒋立科

Biochemistry



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS



生物化学

(第2版)

主编 杨志敏 蒋立科



高等教育出版社·北京
HIGHER EDUCATION PRESS BEIJING

ISBN 7-04-010015-0
00-2000

内容简介

本书内容分为五大部分:第一部分绪论,介绍生物化学研究内容,生物化学发展史及其应用和发展前景;第二部分介绍生物大分子,包括糖类、脂质、核酸、蛋白质、复合体及其结构与功能;第三部分介绍酶的基本特性以及各种酶的作用特点等;第四部分介绍生物分子代谢,包括糖类代谢、脂质代谢、氨基酸和蛋白质代谢、核酸代谢等;第五部分介绍代谢调节和模式。本书每个章节后面附有小结、中英文关键词、复习思考题。书后附有参考文献,并给出了与课程教学内容有关的因特网地址。本书内容全面,布局合理,兼有广度和深度,可作为各类农林、师范及综合性大学生物类和动植物生产类专业的教材,也可供从事生物化学研究的教师 and 研究人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

生物化学/杨志敏,蒋立科主编. —2版. —北京:高等教育出版社,2010.8

ISBN 978-7-04-029805-5

I. ①生… II. ①杨…②蒋… 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(2010)第 109262 号

策划编辑	李光跃	责任编辑	田 军	封面设计	张 志	责任绘图	尹 莉
版式设计	余 杨	责任校对	金 辉	责任印制	张泽业		

出版发行 高等教育出版社
社 址 北京市西城区德外大街 4 号
邮政编码 100120

经 销 蓝色畅想图书发行有限公司
印 刷 北京地质印刷厂

开 本 787×1092 1/16
印 张 29.5
字 数 720 000

购书热线 010-58581118
咨询电话 400-810-0598
网 址 <http://www.hep.edu.cn>
<http://www.hep.com.cn>

网上订购 <http://www.landracom.com>
<http://www.landracom.com.cn>
畅想教育 <http://www.widedu.com>

版 次 2005 年 8 月第 1 版
2010 年 8 月第 2 版
印 次 2010 年 8 月第 1 次印刷
定 价 42.50 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 29805-00

编审人员

主 编 杨志敏(南京农业大学)
蒋立科(安徽农业大学)

副主编 王冬梅(河北农业大学)
狄 洌(南京农业大学)
杨虹琦(湖南农业大学)
潘登奎(山西农业大学)
阚国仕(沈阳农业大学)
周正义(安徽科技学院)

主 审 徐朗莱(南京农业大学)

编 者 (按姓氏笔画排列)
王 征(湖南农业大学)
王冬梅(河北农业大学)
王松华(安徽科技学院)
邓小江(华南热带农业大学)
刘鹏举(沈阳农业大学)
狄 洌(南京农业大学)
沈文飏(南京农业大学)
杨志敏(南京农业大学)
杨虹琦(湖南农业大学)
周正义(安徽科技学院)
段江燕(山西师范大学)
侯春燕(河北农业大学)
聂 理(南京农业大学)
蒋立科(安徽农业大学)
阚国仕(沈阳农业大学)
潘登奎(山西农业大学)

第2版前言

《生物化学》第1版自2005年8月问世以来,受到诸多高等院校和研究单位等教师 and 学生的欢迎,许多学校以此作为本校学生学习基础生物化学课程的教材。本教材之所以能得到广大师生的认可,主要原因是我们在编写过程中注重并较好地处理了相关的教学内容,包括基本理论、基本概念与新理论、新知识之间的关系,传统生物化学实验方法与近十年最新实验技术进展之间的关系,教材内容组织和布局与学生阅读兴趣之间关系等。当今生物化学发展日新月异,新理论、新技术层出不穷,知识更新速度不断加快,如何让学生获取更多的知识,培养他们获取知识的能力、科学思维能力和解决问题的能力一直是教育工作者的中心研究课题。我们的目的就是要向学生提供知识内涵丰富、阅读性强、反映生物化学学科最新研究成果、高质量的教科书。

尽管《生物化学》第1版教材受到读者好评,而且本书于2006年被教育部列为“十一五规划教材”,但也存在不少问题如有些章节安排不尽合理和出现错误等。我们认真收集了在过去三年使用过程中所出现的各种问题和意见,决定在适当时间对教材进行修订。为此,我们全体编写人员于2008年8月12日至15日在黄山屯溪召开了修订会议。通过几天交流和充分讨论,全体人员形成了一致的修改意见。在修订教材中,主要从以下几方面进行了改进:

1. 修订教材在内容结构上仍分为五大部分,包括第一部分绪论;第二部分为生物(大)分子,如糖类、脂质、蛋白质、核酸和大分子复合物,这部分作为静态生物化学的内容;第三部分为酶学;第四部分包括生物氧化、糖类的分解代谢、糖类的合成代谢、脂质代谢、氨基酸和核苷酸代谢、核酸的生物合成与降解、蛋白质的生物合成与降解;第五部分为物质代谢的联系及其调控。对有些章节顺序进行了调整,例如,将原来的第8章糖类的分解代谢与第9章生物氧化次序作了调。另外,第12章“主要含氮化合物代谢”改为“氨基酸和核苷酸代谢”,等等。

2. 对每一章节中所涉及的新技术、新方法以及学科发展的新成果进行了更新,并增加了一些新的内容。对引进的新的生物化学术语进行详细的解释。

3. 对书中的有些图表作了调整,包括去除内容不清楚的图片,增加一些新的图片。

4. 为了激发学生的学习兴趣,调整了一些“知识窗”的内容。另外,对书中的网址、参考文献等进行了更新。

参加本书修订的主要人员有(以下按姓氏笔画排列)王征、王冬梅、王松华、邓小江、刘鹏举、狄浏、沈文飏、杨志敏、杨虹琦、周正义、段江燕、侯春燕、聂理、徐朗莱、蒋立科、阚国仕、潘登奎等。本书在修订过程中还得到北京林业大学汪晓峰等老师及各个用书单位老师的支持与帮助。高等教育出版社生命科学与医学出版中心对本书修订工作给予大力支持,并作了详细的编辑与修改,在此一并感谢。

杨志敏

2010年5月

第1版前言

21 世纪是生物科学高速发展的时代。同时,生物技术的创新使人类活动发生了巨大的变化,尤其是给农业生产带来了重大的革新,这些变化都离不开生物化学学科的发展。与传统的生物化学概念不同,现代生物化学概念在深度和广度上都得到了前所未有的延伸。现代生物化学在分子水平上研究和探索生物体内化学分子的结构与功能,研究在生命活动过程中各种分子的代谢变化和调节机制。生物学家在了解各种生物的生长发育、生理代谢、遗传、衰老、疾病、生命起源和演化等现象时,都需要用生物化学的原理和方法对之进行探讨。因此,生物化学是各门生物科学的基础,特别是生理学、微生物学、遗传学、细胞学、分子生物学、基因组学、蛋白质组学、生物信息学等各门传统学科和新兴学科的基础。

“生物化学”课程目前是我国高等农业院校生物学、农学和食品科学等各学科专业的基础课,具有举足轻重的地位。近年来,随着各农业院校人才培养方案和教学体制的改革,各所学校相继提出了分层次教学。为此,南京农业大学等院校对“生物化学”课程方案进行了细分化。目前已经形成了三个层次的课程教学方案,即生物学类专业(生物科学、生物技术专业等)、非生物类(或大农学)专业(农学、植保、园艺、食品等专业)及国家理科生物学或生命科学与技术人才培养基地(简称“基地”)课程教学方案。虽然对于高等农业院校非生物类专业目前已有几个版本的《基础生物化学》教材(如郭蔼光主编的面向 21 世纪课程教材《基础生物化学》(高等教育出版社)、吴显荣主编的《基础生物化学》(中国农业出版社))可供选择和使用,但是,与生物学类专业配套的尚未有较好的教材。为了加快高等农林院校教学课程体系和教学内容的现代化步伐,推动教育观念转变,创新教育模式,提高教学水平和教育质量,根据教育部 4 号文件及关于“新时期高等学校教学质量与教学改革工程”的有关文件精神,配合高教司的精品课程计划和教学名师奖励计划,高等教育出版社于 2003 年全面启动“全国高等学校农林教材出版规划”。本书就是为适应上述各种需要而编写的。

当今生物化学发展日新月异,新理论和新技术层出不穷,知识更新速度不断加快。学生们在学习基本理论、基本知识和基本技能的同时,也希望学到更多的新理论、新知识和新技能。为了适应这种变化和发展,也是为了适应新教学大纲对教学的要求,在编写本教材过程中,本着培养学生科学获取知识的能力、科学思维能力、分析问题和解决问题的能力为目标,突出农业院校各专业的特点,采用新的内容和组织方法,着力引进学科发展的新内容、新进展,以拓宽学生的知识面,特对教材内容做了如下一些改革:

1. 在大部分章节内都增加了近 20 年来生物化学领域中较为成熟的最新研究成果。例如,在核酸一章内增加了一些有关“基因与基因组”、“基因组学”的知识背景和内容,同时还简要介绍了核酸分析中最新的一些研究技术与方法;在蛋白质章节中,我们介绍了“蛋白质组学”等一些基本内容和概念;在糖代谢章节中,给出了糖链结构研究的最新进展和成果等。上述这些内容适当的延伸使学生能够了解本学科当前研究的热点以及学科发展的趋势,对学生今后获取新知识,活跃学术思想,培养学生的创新能力无疑会起到推波助澜的作用。

2. 本书另一特点是章节内容的组织和布局重点突出,使读者对全书的基本框架一目了然。本书内容分为五大部分,第一部分绪论;第二部分为生物大分子,包括糖类、脂质、蛋白质、核酸、大分子复合物;第三部分为酶;第四部分为生物代谢,包括糖类的分解代谢、生物氧化、糖类的生物合成、脂质代谢、含氮化合物代谢、核酸代谢及蛋白质代谢;第四部分为代谢调节。

3. 各个章节内容编排不落俗套。内容该简单的则简写,该增加的则增加。例如在编写“糖类”章节时,并没有面面俱到地介绍有关糖的光学特性、物理性质和化学性质等,因为这些内容学生在前期课程“有机化学”中已经学过。本教材设置“糖类”一章主要介绍与糖代谢有关的单糖和多糖的结构,以及它们的生物学作用和意义,目的是让学生在学新内容“糖代谢”一章前稍稍作一复习,以达到承上启下的作用;本书还增设“大分子复合物”一章,介绍“糖与脂质的复合物”、“糖与蛋白质的复合物”、“脂质与蛋白质的复合物”、“蛋白质与核酸的复合物”。这些内容在以往的教科书中一般是分散在各个主要章节中,在农业院校的基础生化课程中常被认为是非重点内容。事实上,无论是糖-蛋白质、脂质-蛋白质的复合体(生物膜的基本成分)还是蛋白质-DNA复合体的内容都是近20年生物化学研究领域中最活跃的内容,因此,我们认为有必要单独介绍这方面的内容和成果。

4. 借鉴国外优秀教材编写的经验,为提高学生的学习兴趣,我们在多数章节内,开设了1~2个知识框,重点介绍该章节领域内最新的研究进展、成果和知识点;与人们日常生活有关的知识内容,如某种常见疾病发生的机制、健康、保健原理及其与生物化学的关系;与农业、医学、轻工业等行业发展有关的生物化学原理及其应用。

5. 每一章的结尾都列出了提纲式的“小结”,便于学生总结和复习本章学到的最主要的内容。列出的中英文“关键词”都是该章节中最重要的知识点或生化术语。中英文对照便于学生对英文词的记忆。老师要求学生掌握这些词汇也有利于开展“双语教学”,对学生来讲是为后续课程打下一个基础。每一章的末尾还列出了“复习思考题”,目的是要让学生明确该章的主题,了解自己掌握知识的程度。全书最后还列出“参考文献”,便于感兴趣的学生寻找原文出处,以便得到更多的内容。最后,本书中还列出了与“生物化学”课程教学或学生学习有关的互联网地址供学生查询。互联网中的信息包括“生物化学”的网络课程,核酸和蛋白质的分子结构、序列和代谢途径的数据库等。

需要指出的是本教材的全体编者都是来自教学第一线,而且都是教学第一线的骨干。他们十分了解当前生物化学教学中师生对教材质量的要求,也了解当前教学改革对组织和编写新教材内容的要求。因此,这本新教材可以从侧面反映出当前和未来生物化学教材编写的新趋势。

本教材的编写工作得到了南京农业大学等单位的大力支持。高等教育出版社在立项和编写过程中也给予了鼓励与帮助。参加编写工作的12位教师,分别来自南京农业大学、安徽农业大学、河北农业大学、暨南大学、湖南农业大学、华南热带农业大学及安徽技术师范学院。由于大家共同努力,本教材才得以顺利地完

我们希望本教材能较好地满足高等农林院校不同层次本科教学的需要。尽管我们作了努力,但限于篇幅,许多学科发展之最新成果以及让学生通过理论生物化学的学习去解决生物化学问题的各种研究方法和手段仍未编入书中。另外,由于编写时间及自身水平的限制,难免有不足之处,竭诚希望广大读者提出宝贵意见。

编者

2004年12月

目 录

1 绪论	1	2 糖类	12
1.1 生物化学的涵义	1	2.1 糖类的基本概念	12
1.1.1 生物化学的基本概念	1	2.2 糖类的生物功能	12
1.1.2 生物化学的课程性质	2	2.2.1 作为能源物质	12
1.1.3 生物化学研究的对象和内容	2	2.2.2 作为合成生物体内重要代谢物质的碳架和前体	12
1.2 生物化学在生命科学中的地位及对国民经济发展的作用	2	2.2.3 作为细胞中结构物质	13
1.2.1 农业生产的基础研究依赖于生物化学的理论和方法	3	2.2.4 参与分子和细胞特异性识别	13
1.2.2 生物化学原理和技术促进轻工产品、生物药物的研究、开发与生产	4	2.3 糖的分类	13
1.2.3 生物化学促进对人或动物致病机制的认识,提高对疾病诊断的正确性	4	2.3.1 单糖	13
1.2.4 生物化学理论和方法有利于推动我国农副产品的加工产业	4	2.3.2 寡糖	15
1.2.5 生物化学理论和方法对改善人类生存环境具有特殊意义	4	2.3.3 多糖	16
1.3 生物化学的创立与发展	4	小结	20
1.3.1 启蒙时期的生物化学(1900年以前)	5	关键词	21
1.3.2 生物化学学科的确立与发展(1900—1953年)	6	复习思考题	22
1.3.3 现代生物化学发展时期(1953年至今)	7	3 脂质	23
1.3.4 生物化学的展望	9	3.1 脂质的基本概念	23
小结	10	3.1.1 脂质的概念与生物学功能	23
关键词	10	3.1.2 脂质的分类	23
复习思考题	11	3.2 脂肪酸	24
		3.3 单纯脂质	25
		3.3.1 三酰甘油	25
		3.3.2 蜡	26
		3.4 复合脂质	26
		3.4.1 磷酸甘油酯	26
		3.4.2 鞘磷脂	29
		3.5 其他脂质	30
		3.5.1 萜类	30
		3.5.2 类固醇	30
		小结	32
		关键词	33

复习思考题	33	测定方法	69
4 蛋白质	34	4.8 蛋白质组学简介	70
4.1 蛋白质的元素组成	34	4.8.1 蛋白质组学研究的历史和背景	70
4.2 蛋白质的基本结构单位——氨基酸	35	4.8.2 蛋白质组学研究的内容	71
4.2.1 氨基酸的分类	35	4.8.3 蛋白质组学的研究技术	71
4.2.2 氨基酸的主要理化性质	39	4.8.4 蛋白质组学的研究进展	71
4.2.3 氨基酸的分离分析	44	小结	72
4.3 肽	45	关键词	73
4.3.1 肽与肽键	45	复习思考题	74
4.3.2 肽的理化性质	46	5 核酸	76
4.3.3 生物体内重要的肽	46	5.1 概述	76
4.4 蛋白质的分子结构	47	5.1.1 核酸的种类和分布	77
4.4.1 蛋白质的一级结构	47	5.1.2 核酸的化学组成	77
4.4.2 蛋白质的二级结构	49	5.2 核酸的分子结构	82
4.4.3 超二级结构和结构域	53	5.2.1 DNA 的一级结构	82
4.4.4 蛋白质的三级结构	54	5.2.2 DNA 的二级结构	83
4.4.5 蛋白质的四级结构	57	5.2.3 DNA 的三级结构	87
4.5 蛋白质结构与功能的关系	59	5.2.4 RNA 的分子结构	88
4.5.1 蛋白质一级结构与功能的关系	59	5.2.5 基因与基因组	91
4.5.2 蛋白质的高级结构与功能的关系	61	5.2.6 基因组学简介	93
4.6 蛋白质的理化性质	63	5.3 核酸的理化性质、提取和分析	96
4.6.1 蛋白质的相对分子质量	63	5.3.1 核酸的一般性质	96
4.6.2 蛋白质的两性电离及等电点	63	5.3.2 核酸的酸碱性质和核酸电泳	97
4.6.3 蛋白质的胶体性质	64	5.3.3 核酸的光学性质	97
4.6.4 蛋白质的沉淀	64	5.3.4 核酸的变性和复性	98
4.6.5 蛋白质的变性	65	5.3.5 核酸的提取	99
4.6.6 蛋白质的颜色反应	66	5.4 核酸的分析技术	101
4.7 蛋白质的分离、纯化与鉴定	67	5.4.1 序列分析	101
4.7.1 蛋白质分离纯化的过程和一般原则	67	5.4.2 PCR 技术	104
4.7.2 蛋白质分离纯化的一般方法	67	5.4.3 核酸分子杂交技术	105
4.7.3 蛋白质相对分子质量的		5.5 生物信息学与核酸化学	107
		5.5.1 生物信息学的定义	107
		5.5.2 国际著名的生物信息数据库	108
		5.5.3 生物信息学在核酸研究中	

的应用	108	7.3.1 酶促反应速率的基本概念	155
5.5.4 生物信息学在核酸研究中的应用实例——基于表达序列标签的基因克隆	109	7.3.2 底物浓度对于酶促反应速率的影响	155
小结	111	7.3.3 酶浓度对于酶促反应速率的影响	159
关键词	112	7.3.4 温度对酶促反应速率的影响	159
复习思考题	113	7.3.5 pH 对酶促反应速率的影响	160
6 大分子复合物	114	7.3.6 激活剂对酶活性的影响	161
6.1 糖与脂质的复合物	114	7.3.7 抑制剂对酶活性的影响	161
6.1.1 糖基甘油酯	114	7.4 别构酶、同工酶和诱导酶	167
6.1.2 鞘糖脂	115	7.4.1 别构酶	167
6.2 糖与蛋白质的复合物	117	7.4.2 同工酶	169
6.2.1 糖蛋白	117	7.4.3 诱导酶	170
6.2.2 蛋白聚糖	119	7.5 酶的分离纯化和活性测定方法	171
6.3 脂质与蛋白质的复合物	120	7.5.1 酶的分离纯化	171
6.3.1 脂蛋白	120	7.5.2 酶的活力测定方法与活力	171
6.3.2 生物膜	122	7.6 维生素与辅助因子	173
6.4 蛋白质与核酸的复合物	131	7.6.1 维生素及其分类	174
6.4.1 染色体	131	7.6.2 水溶性维生素及衍生的辅助因子	174
6.4.2 病毒	133	7.6.3 脂溶性维生素	182
小结	137	小结	187
关键词	138	关键词	188
复习思考题	139	复习思考题	188
7 酶	140	8 生物氧化	190
7.1 概述	140	8.1 概述	190
7.1.1 酶学研究的发展过程	140	8.1.1 生物氧化的概念和特点	190
7.1.2 酶的基本概念	141	8.1.2 生物化学反应中自由能的变化	191
7.1.3 酶的化学组成及简单分类	141	8.1.3 高能化合物	195
7.1.4 酶促反应的特点	142	8.2 呼吸链	198
7.1.5 酶的系统命名和分类	144	8.2.1 线粒体	198
7.2 酶的结构和功能	147		
7.2.1 酶的活性中心及结构特征	147		
7.2.2 酶的作用机制	149		
7.3 酶促反应动力学	154		

8.2.2 电子传递链	199	9.4.5 三羧酸循环的生物学 意义	235
8.3 氧化磷酸化	206	9.4.6 草酰乙酸的回补	236
8.3.1 氧化磷酸化的概念	206	9.5 磷酸戊糖途径	237
8.3.2 氧化磷酸化的机制	207	9.5.1 磷酸戊糖途径的化学 历程	237
8.3.3 氧化磷酸化的解偶联和 抑制	211	9.5.2 磷酸戊糖途径的调控	239
8.3.4 线粒体穿梭系统	213	9.5.3 磷酸戊糖途径的化学 计量	239
8.3.5 植物线粒体内膜上的 NAD(P)H 脱氢酶	213	9.5.4 磷酸戊糖途径的特点和 生物学意义	240
8.4 其他末端氧化酶系统	214	小结	241
8.4.1 多酚氧化酶/抗坏血酸氧 化酶	214	关键词	241
8.4.2 乙醇酸氧化酶	215	复习思考题	241
8.4.3 过氧化氢酶、过氧化物酶 和超氧化物歧化酶	215	10 糖类的合成代谢	243
小结	216	10.1 光合作用	243
关键词	217	10.1.1 光合作用概述	243
复习思考题	218	10.1.2 光反应	246
9 糖类的分解代谢	219	10.1.3 卡尔文循环(C_3 途径)	255
9.1 双糖和多糖的降解	219	10.1.4 C_4 途径	261
9.1.1 麦芽糖、蔗糖降解为单糖	219	10.2 糖异生作用	264
9.1.2 淀粉、糖原的降解	220	10.2.1 葡萄糖异生途径	264
9.1.3 纤维素、果胶的降解	222	10.2.2 糖酵解与葡萄糖异生作用 的关系	266
9.2 糖酵解	223	10.3 蔗糖和多糖的生物合成	269
9.2.1 糖酵解的概念	223	10.3.1 糖核苷酸的作用	269
9.2.2 糖酵解的化学历程	223	10.3.2 蔗糖的生物合成	270
9.2.3 糖酵解途径的调控	226	10.3.3 淀粉和糖原的生物合成	271
9.2.4 糖酵解化学计算量	227	10.3.4 纤维素的生物合成	277
9.2.5 糖酵解的生物学意义	228	10.3.5 半纤维素的生物合成	277
9.3 丙酮酸的去路	228	10.3.6 果胶的生物合成	277
9.3.1 丙酮酸的无氧代谢	228	10.4 糖组学简介	278
9.3.2 丙酮酸的有氧代谢	229	10.4.1 糖链结构的多样性	279
9.4 三羧酸循环	230	10.4.2 糖类的生物功能	279
9.4.1 三羧酸循环的化学历程	230	10.4.3 糖链结构研究方法	280
9.4.2 三羧酸循环的调控	234	10.4.4 糖工具酶	281
9.4.3 三羧酸循环的化学计量	234	10.4.5 肽聚糖的生物合成、转移	281
9.4.4 三羧酸循环的特点	235		

与装配	281	12.3.2 生物固氮	331
小结	283	12.3.3 硝酸盐的还原作用	332
关键词	284	12.3.4 氨的同化作用	334
复习思考题	285	12.3.5 氨基酸的生物合成	336
11 脂质代谢	286	12.3.6 一碳基团代谢	343
11.1 脂肪的分解代谢	286	12.3.7 硫酸根还原	343
11.1.1 脂肪的水解	286	12.4 核苷酸的分解代谢	345
11.1.2 甘油代谢	287	12.4.1 核苷酸的降解	345
11.1.3 脂肪酸的分解	287	12.4.2 嘌呤的分解	345
11.1.4 酮体代谢	296	12.4.3 嘧啶的分解	346
11.1.5 乙醛酸循环	296	12.5 核苷酸的生物合成	348
11.2 脂肪的合成代谢	299	12.5.1 核糖核苷酸的生物合成	349
11.2.1 甘油的生物合成	300	12.5.2 脱氧核糖核苷酸的生物合成	355
11.2.2 脂肪酸的生物合成	300	小结	357
11.2.3 三酰甘油的生物合成	307	关键词	358
11.3 其他脂质的代谢	308	复习思考题	359
11.3.1 磷脂的降解与生物合成	308	13 核酸的生物合成与降解	360
11.3.2 糖脂的降解与生物合成	310	13.1 DNA 的生物合成	360
11.3.3 胆固醇的生物合成与转化	311	13.1.1 DNA 的半保留复制	360
小结	316	13.1.2 原核生物 DNA 的复制	362
关键词	316	13.1.3 真核生物 DNA 的复制	371
复习思考题	316	13.1.4 确保 DNA 复制忠实性的机制	374
12 氨基酸和核苷酸代谢	318	13.1.5 逆转录作用	375
12.1 氨基酸的分解代谢	318	13.2 DNA 的突变	376
12.1.1 氨基酸的分解与转化共同途径	318	13.2.1 化学诱变	376
12.1.2 氨基酸分解产物的去路	323	13.2.2 物理因素致突变	377
12.1.3 个别氨基酸的分解	325	13.3 DNA 的损伤与修复	377
12.2 氨基酸转变成其他化合物	328	13.3.1 DNA 损伤的类型及产生的原因	377
12.2.1 多胺	328	13.3.2 修复的方式与机制	378
12.2.2 生物碱	329	13.4 RNA 的生物合成	382
12.2.3 氨基酸衍生的植物和动物激素	329	13.4.1 原核生物的转录	382
12.3 氨基酸的合成代谢	330	13.4.2 真核生物的转录	385
12.3.1 氮素循环	330	13.4.3 真核生物前体 RNA 的加工	388

13.4.4 RNA 的复制	391	小结	422
13.5 核酸的酶促降解	393	关键词	423
13.5.1 核酸酶	394	复习思考题	424
13.5.2 脱氧核糖核酸酶	395		
13.5.3 限制性内切酶	395	15 物质代谢的联系及其调控	425
小结	397	15.1 物质代谢的相互联系	425
关键词	398	15.1.1 代谢由分解代谢与合成 代谢组成	426
复习思考题	398	15.1.2 物质代谢之间的相互 关系	427
14 蛋白质的生物合成与降解	399	15.2 酶活性的调节与控制	430
14.1 蛋白质的合成体系	399	15.2.1 酶活性调节的类型	430
14.1.1 mRNA 与遗传密码	399	15.2.2 酶活性调节模式与效应	432
14.1.2 tRNA	403	15.3 酶基因的表达与调节	434
14.1.3 核糖体	405	15.3.1 原核生物酶基因的表达与 调节	435
14.1.4 辅助因子	407	15.3.2 真核生物酶基因的表达与 调节	442
14.2 蛋白质的生物合成过程	407	15.4 酶蛋白的降解	447
14.2.1 原核生物蛋白质的生物 合成过程	408	15.4.1 溶酶体降解途径	447
14.2.2 真核生物蛋白质的生物 合成特点	415	15.4.2 泛素介导的降解途径	448
14.2.3 蛋白质合成的抑制剂	417	15.5 亚细胞水平上对酶促反应的 调节	450
14.3 肽链合成后的折叠与修饰	417	15.5.1 细胞区域化调节	450
14.3.1 多肽链的折叠	417	15.5.2 细胞膜的调节作用	450
14.3.2 多肽链的修饰	417	小结	451
14.4 蛋白质的定位	418	关键词	452
14.4.1 共翻译转移	418	复习思考题	452
14.4.2 翻译后转移	419		
14.5 蛋白质的酶促降解	420	《生物化学》网络信息资源	453
14.5.1 细胞内蛋白质降解的 重要性	421	主要参考文献	454
14.5.2 细胞内蛋白质降解的 机制	421		

1

绪 论

一个学科的诞生和发展离不开该学科所处的社会环境和科学水平,并与当时生产力的发展水平紧密联系。各个时期的科学家对生命有机体中不同物质化学反应的进程,生命过程的维持及种族繁衍等问题进行了长期研究。自 Hoppe-Seyler 于 1877 年首先提出“Biochemistry”以来,已有 100 多年了。在过去的岁月中,生物化学学科经历了学科创始、发展和趋于完善三个阶段,才形成现今的科学体系。随着生物化学学科的日趋完善和庞大,衍生出许多新的分支学科,如分子生物学、基因组学、蛋白质组学等。同时,生物化学与其他新兴学科结合而形成一些交叉学科,如与计算机信息技术融会而成的生物信息学(bioinformatics),新陈代谢产物化学与产物分离技术相结合所形成的生物学过程工程学(biochemical process engineering, BPE)等。

1.1 生物化学的涵义

1.1.1 生物化学的基本概念

要理解生物化学的真正涵义首先要了解生物化学研究的内容以及相关知识体系是什么。我们已经知道,与化学比较,生物化学主要研究生物体内的化学组成及其变化规律,即是研究生命的化学。这一基本特性一直相伴着生物化学学科的诞生、成长和发展。经过一个多世纪的研究和探索,生物化学家已经建立起一些基本原理。他们一方面帮助人们去理解生命的奥秘,另一方面使我们对这门学科有了较为深刻的理解,这些原理包括:

(1) 不同类型的生物体几乎都利用一些相同的生物分子,如糖类、脂质、蛋白质、核酸,而且它们几乎都具备合成和分解这些分子的代谢途径(pathway)。

(2) 生命活动的过程是由成千上万个生物化学反应组成,但是这些反应并非杂乱无章,而是以网络的形式存在。例如葡萄糖分解成丙酮酸的“糖酵解途径”就是一个典型的例子。精确调控这些反应(或途径)是保持正常生命活动的基础。

(3) 生物体的宏观表型如生长、发育、繁殖等都受细胞内 DNA 遗传特性的控制。

(4) 生物大分子如蛋白质、核酸的化学结构与特定功能是密切相关的,人们可以通过分子结构去了解或推断分子的功能,这对理解生物分子的作用机制有很大帮助。

由此可见,生物化学研究的内容实质上就是生物体内的各种有机分子,特别是大分子化合物(如蛋白质、核酸等)的组成、结构(特别是三维空间结构)与功能,有机分子的代谢及其调节,以及在代谢过程中涉及的能量转换。

随着现代科学和技术的迅速发展,生物学家正在不断揭开生命的分子奥秘。生物科学在过去 20 年中出现了令人惊异的进展。许多其他学科的科学家如数学家、物理学家、信息学家、化学家等也纷纷汇聚到这个领域。若将现今的生物化学与 20 年前的生物化学相比,无论是在广度还是在深度上都发生了深刻的变化,其中最明显的一个特点就是生物技术的进步与基础领域生物化学发展紧密联系在一起。由生物化学学科衍生出来的分子生物学、结构生物学均已成为独立学科,量子生物学也正在朝着揭开生命现象深处的奥秘闪烁光辉。面对如此庞大的知识信息和广泛的内容更新,原有生物化学的涵义显得不够全面,因而随着时代和科学的发展,赋予“生物化学”这个学科的涵义将会不断得到更新。

1.1.2 生物化学的课程性质

21 世纪是生物科学与技术高速发展的时代。它的发展使人类活动和生活方式发生了深刻变化,同时给农业、轻工业、医药行业等带来了重大的革新,而这些变化都离不开生物化学学科的发展。现代生物化学主要是在分子水平上研究生物体内各种物质分子的化学本质及其在生命活动过程中的化学变化规律。人类要了解各种生物的生长、生殖、生理、遗传、衰老、抗性、疾病、生命起源和演化等现象,都需要用生物化学的原理和方法进行探讨。因此,生物化学是各门生物学科的基础,特别是生理学、微生物学、遗传学、细胞学等各科的基础,在分子生物学、基因组学、蛋白质组学、生物信息学等新兴学科中占有特别重要的位置。“生物化学”课程是我国高等农业院校生物学类和大多数非生物学类专业学生的学科基础课,是后继一系列重要课程的基础课,具有举足轻重的重要地位。

1.1.3 生物化学研究的对象和内容

生物化学是研究细胞中生物分子运动的化学本质,是研究活细胞内各种物质的化学组成及其分解与合成的普遍规律。因此,生物化学研究的对象不局限于某种生物、某类细胞、某个器官或组织,而是整个生物界所有生物细胞内所发生的各种化学事件,研究其生物化学特性,阐明这些事件的发生与消亡。它的研究对象具有普遍性和代表性。

组成生物细胞的主要成分是糖类、脂质、蛋白质、核酸以及对生物体内化学反应起着催化调节作用的物质,如酶、维生素、激素等。生物化学一方面以这些物质的组成、结构、性质和功能为主要研究内容,另一方面还要研究生物分子的转化和更新,以及生物体不断地与外界环境进行物质和能量交换及生存的条件等。为了便于学习和理解,人们常把上述研究的两个方面归结为静态生物化学和动态生物化学。

生物体中最重要的生物大分子莫过于核酸和蛋白质。核酸是遗传信息的载体和传递者,核酸通过控制蛋白质的合成影响细胞的组成并决定新陈代谢的类型,而蛋白质是细胞结构的主要成分和形形色色细胞功能的体现者。近年来,人们发现蛋白质也是遗传信息分子。另外,糖链作为信号分子参与细胞和分子的识别,信息传递和物质运输,修饰多糖具有抗病毒、抗凝血等活性功能已逐步被人们所揭示。

1.2 生物化学在生命科学中的地位及对国民经济发展的作用

生物化学学科的创立是与人们对生命本质的认识不断深化的过程紧密相关,尤其是自然科

学,总是依托于人们的认知程度及社会生产力的发展水平。19世纪末,由德国科学家 Büchner 兄弟对磨碎酵母的无细胞提取液加到蔗糖溶液中引起发酵的偶然发现,改变了世界;著名化学家 Liebig 认为酵母发酵成为酒精属于有机化学反应的经典观点,结束了启蒙时代对酵母发酵机制的研究论战,而成为生物化学创立的奠基人;Sumner 对伴刀豆中脲酶的分离结晶则拉开了生化制品开发利用的序幕,使之有可能成为一个产业,是生物化学研究与应用相结合的一个里程碑。经过几代科学家的不懈努力,生物化学学科在推动科学与社会经济的发展中越来越占有重要地位,其影响力大大超过微生物发酵,涉及的领域越来越广,覆盖着医药、农业、工业、国防建设、材料科学、海洋技术及环境保护等领域。

1.2.1 农业生产的基础研究依赖于生物化学的理论和方法

在农业生产上,作物栽培、作物品种鉴定、遗传育种、土壤农业化学、豆科作物的共生固氮、植物的抗逆性及植物病虫害防治等都越来越多地依赖于生物化学的原理和方法。

(1) 运用生物化学原理可以阐明粮食和经济作物在不同环境中新陈代谢变化的规律,使人们了解所关心的产物成分积累的途径和控制方式,以便设计合理的栽培措施和为作物创造适宜的条件,使人们获取优质、高产的农作物产品;可利用限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)技术手段,直接提取同一作物不同品种的种子 DNA,进行限制性内切酶消化并进行电泳分析,根据不同品种具有其独特电泳谱带的原理,鉴别品种的差异和种子的纯度,改变过去鉴定作物品种要将种子在田间分别播种,长成植株后从形态上来进行比较的传统方法,克服传统方法时间长、人力和土地消耗多的缺点。

(2) 土壤农业化学的深入研究依赖于生物化学的基础知识。豆科植物的共生固氮作用是生物化学的一个重要课题,近年来对豆科植物与根瘤菌的共生固氮作用已经了解得比较清楚,如果进一步了解固氮机制,则有可能扩大优良根瘤菌种的共生寄主范围,促进豆科植物结瘤,从而增强豆科植物的固氮作用并提高产量;与此同时,在掌握固氮基因结构及其表达情况的基础上,可以对其他植物进行基因转移,改善植物对氮素营养的需要状况,提高单位面积产量,优化土壤生态环境。

(3) 植物的抗寒、抗旱、抗盐以及抗病性的研究离不开生物化学。过去育种要在田间鉴定作物的抗寒性。近代生物膜研究指出,植物的抗寒性与生物膜有密切关系。生物膜上膜脂流动性大的品种抗寒性强,反之抗寒性弱。抗寒品种膜脂中不饱和脂肪酸含量高,非抗寒品种膜脂中不饱和脂肪酸含量低。另外,抗寒性还与许多种酶有密切关系,如 ATP 酶、脯氨酸合成酶、超氧化物歧化酶等。所以现在可利用生物化学方法鉴定作物的抗寒性。

(4) 生物化学的理论是病虫害防治和植物保护的理论基础。通过对植物被病原微生物侵染以后代谢变化的研究,了解植物抗病性机制、病菌及害虫生化特征、化学药剂(如杀菌剂、杀虫剂和除草剂)毒性机制,从而提高植物对环境的适应能力,增强植物的生产力,使植物资源充分地为人服务。

此外,生物化学技术通过化学工程手段运用于畜牧兽医、桑蚕养殖等农业科学以及农产品、畜产品、水产品的贮藏、保鲜和加工等方面,可以达到提高资源利用率,优化农牧业生产结构的目的。

1.2.2 生物化学原理和技术促进轻工产品、生物药物的研究、开发与生产

在工业生产上,如食品、发酵、制药、生物制品及皮革生产等都需要广泛应用生物化学的理论及技术。尤其是在发酵工业中,人们一方面根据微生物合成某种产物的代谢规律,特别是它的代谢调节规律,通过控制反应条件,或者利用基因工程来改造微生物,构建新的工程菌种以突破其限制步骤的调控,大量生产所需要的生物制品;另一方面发酵产物的分离提纯也必须利用生物化学的基本理论和技术手段。现代生物化学工程技术已通过发酵法成功地实现工业化生产维生素C、氨基酸、酶制剂、胰岛素、透明质酸、紫杉醇、 δ -干扰素及生长素等生化产品。而生产出的酶制剂又有相当部分应用于医药行业和轻工业产品的加工,向市场提供安全、高效、低毒的轻工、医药产品。目前生化药物在制药行业产品中占有25%以上的比例,产品品种载入我国药典部颁标准的有近150个,占20%以上,地方标准已达到300个,表明生化药品在我国已成为主干药品,在医药产业中占有重要地位。此外,通过生物化学原理和方法,可以指导有效药物的设计,探索并阐明药物的作用机制。

1.2.3 生物化学促进对人或动物致病机制的认识,提高对疾病诊断的正确性

从医学方面讲,人或动物的病理状态常常是由于细胞中的化学成分发生变化,而引起功能的紊乱。血液中脂质物质含量增高是心血管疾病的特征之一(如冠心病,血管栓塞引起脑出血、脑血栓等症状);血红蛋白一级结构的改变可以导致溶血,如人被毒蛇咬伤后致人于丧命,是由于蛇毒液中的磷酸二酯酶使血细胞溶血所致;急性黄疸性肝炎患者,血中谷丙转氨酶、谷草转氨酶活力升高;肝癌患者的甲胎蛋白含量升高等。许多疾病的临床诊断越来越多地依赖于生化指标的测定。

1.2.4 生物化学理论和方法有利于推动我国农副产品的加工产业

我国是农业大国,农业总产值占国民经济总产值40%。农产品产量每年以4%的幅度增长,而农产品加工附加值却很小。大量农产品只作为廉价原料提供给国外,然后再买回高附加值产品。应用生物化学方法可以从动物鼻骨、喉骨等组织中提取硫酸软骨素,从陆生动物和海洋甲壳类动物以及各种稀有植物中提取有效生化成分,加工成各种保健品、化妆品、医药品或食品添加剂等。

1.2.5 生物化学理论和方法对改善人类生存环境具有特殊意义

工业革命,尤其是化学工业的开发给人类居住的环境带来了污染,严重危害人类的生存。环境净化仅靠工业大量投资以减少“三废”的排放,切除污染源是不够的,还需要加强小区微环境低成本的三废生物处理,变害为益,如筛选良好的微生物菌株进行转化,或微生物发酵产物对“三废”进行处理。这些都与生化理论和方法密切相关。此外,航空航天事业、海洋资源的开发利用也都离不开生物化学及由其发展起来的生物化学工程技术。

1.3 生物化学的创立与发展

生物化学像其他学科的建立和发展一样,一般很难准确判定这门学科是何时、何地、由何人