

□全国高等学校农林规划教材

Biochemistry | 生物化学 |

杨志敏 蒋立科 主编



高等教育出版社
Higher Education Press

65
56

全国高等学校农林规划教材

Biochemistry 生物化学

杨志敏 蒋立科 主编

7



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

内容简介

本书是高等教育出版社 2003 年启动的“全国高等学校农林教材出版规划”成果之一,也是针对全国重点高等农业院校新型人才培养计划及新编教学大纲而编写的。本教材以培养学生科学思维能力和创新能力为目标,突出农业院校各专业的特点,采用新的内容组织形式,充实了近 20 多年来与生物化学学科发展有关的最新研究成果、技术与方法。

全书分为五大部分,第一部分绪论,主要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、复合体其及结构与功能;第三部分介绍酶的基本特性以及各种酶的作用特点等;第四部分介绍生物代谢,包括糖代谢、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,包括细胞水平、激素水平和基因表达的调节模式。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,并且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。可作为农、林、水产、师范等高等院校生物类和非生物类专业的教材,也可供从事生物化学研究的教师和研究人员的参考。

图书在版编目(CIP)数据

生物化学 / 杨志敏, 蒋立科主编. —北京: 高等教育出版社, 2005. 8

ISBN 7-04-017383-2

I. 生... II. ①杨... ②蒋... III. 生物化学—高等学校—教材 IV. Q5

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 069836 号

策划编辑 李光跃 责任编辑 田 军 封面设计 张 志 责任绘图 朱 静
版式设计 王艳红 责任校对 朱惠芳 责任印制 宋克学

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 100011
总 机 010-58581000

经 销 北京蓝色畅想图书发行有限公司
印 刷 北京凌奇印刷有限责任公司

开 本 787×1092 1/16
印 张 32
字 数 780 000

购书热线 010-58581118
免费咨询 800-810-0598
网 址 <http://www.hep.edu.cn>
<http://www.hep.com.cn>
网上订购 <http://www.landaco.com>
<http://www.landaco.com.cn>

版 次 2005 年 8 月第 1 版
印 次 2005 年 8 月第 1 次印刷
定 价 36.30 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 17383-00

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给予严厉打击。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) 58581897/58581896/58581879

传 真：(010) 82086060

E - mail: dd@hep.com.cn

通信地址：北京市西城区德外大街4号

高等教育出版社打击盗版办公室

邮 编：100011

购书请拨打电话：(010)58581118

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)

主 审 徐朗莱(南京农业大学)

编 者 (按姓氏笔画排列)

王冬梅(河北农业大学)

邓小江(华南热带农业大学)

狄 洌(南京农业大学)

杨虹琪(湖南农业大学)

罗 曼(暨南大学)

聂 理(南京农业大学)

王松华(安徽技术师范学院)

沈文飏(南京农业大学)

杨志敏(南京农业大学)

周正义(安徽技术师范学院)

侯春燕(河北农业大学)

蒋立科(安徽农业大学)

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,目的是让学生在学习新内容“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成。

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	2.3 单糖	14
1.1 生物化学的涵义	1	2.3.1 三碳(丙)糖	14
1.1.1 生物化学的基本概念	1	2.3.2 四碳(丁)糖	14
1.1.2 生物化学的课程性质	2	2.3.3 五碳(戊)糖	15
1.1.3 生物化学研究的对象和内容	2	2.3.4 六碳(己)糖	15
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	3	2.3.5 七碳(庚)糖	16
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	2.4 双糖	16
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	2.4.1 蔗糖	16
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	2.4.2 乳糖	16
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	2.4.3 麦芽糖	17
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	2.4.4 纤维二糖	17
1.3 生物化学的创立与发展	5	2.5 多糖	17
1.3.1 启蒙时期的生物化学(1900 年以前)	5	2.5.1 淀粉	18
1.3.2 生物化学学科的确立与发展(1900—1953)	6	2.5.2 纤维素	18
1.3.3 现代生物化学发展时期(1953—)	7	2.5.3 半纤维素	19
1.3.4 生物化学的展望	10	2.5.4 糖原	19
2 糖类	13	2.5.5 几丁质	19
2.1 糖类的基本概念	13	2.5.6 糖胺聚糖	20
2.2 糖类的生物功能	13	3 脂质	24
2.2.1 作为能源物质	13	3.1 脂质的基本概念	24
2.2.2 作为合成生物体内重要代谢物质的碳架和前体	13	3.1.1 脂质的定义与生物学功能	24
2.2.3 细胞中结构物质	14	3.1.2 脂质的分类	24
2.2.4 参与分子和细胞特异性识别	14	3.2 脂肪酸	25
		3.3 单纯脂质	26
		3.3.1 三酰甘油	26
		3.3.2 蜡	27
		3.4 复合脂质	27
		3.4.1 磷酸甘油酯	27
		3.4.2 鞘磷脂	30
		3.5 其他脂质	31
		3.5.1 萜类	31
		3.5.2 类固醇	31
4 蛋白质	36		

4.1 蛋白质的元素组成	36	5.2.1 DNA 的一级结构	85
4.2 蛋白质的基本结构单位——氨基酸	37	5.2.2 DNA 的二级结构	86
4.2.1 氨基酸的分类	37	5.2.3 DNA 的三级结构	89
4.2.2 氨基酸的主要理化性质	41	5.2.4 RNA 的分子结构	90
4.2.3 氨基酸的分离分析	46	5.2.5 基因与基因组	94
4.3 肽	47	5.2.6 基因组学简介	96
4.3.1 肽与肽键	47	5.3 核酸的理化性质、提取和分析	99
4.3.2 肽的理化性质	48	5.3.1 核酸的一般性质	99
4.3.3 生物体内重要的肽	48	5.3.2 核酸的酸碱性质和核酸电泳	99
4.4 蛋白质的分子结构	49	5.3.3 核酸的光学性质	100
4.4.1 蛋白质的一级结构	49	5.3.4 核酸的变性和复性	101
4.4.2 蛋白质的二级结构	51	5.3.5 核酸的提取	103
4.4.3 超二级结构和结构域	56	5.4 核酸的分析技术	104
4.4.4 蛋白质的三级结构	57	5.4.1 序列分析	104
4.4.5 蛋白质的四级结构	59	5.4.2 PCR 技术	107
4.5 蛋白质结构与功能的关系	61	5.4.3 分子杂交技术	108
4.5.1 蛋白质一级结构与功能的关系	62	5.5 生物信息学与核酸化学	110
4.5.2 蛋白质的高级结构与功能的关系	64	5.5.1 生物信息学的定义	110
4.6 蛋白质的理化性质	65	5.5.2 国际著名的生物信息数据库	110
4.6.1 蛋白质的相对分子质量	65	5.5.3 生物信息学在核酸研究中的 应用	111
4.6.2 蛋白质的两性电离及等电点	65		
4.6.3 蛋白质的胶体性质	66		
4.6.4 蛋白质的沉淀反应	66		
4.6.5 蛋白质的变性	67		
4.6.6 蛋白质的颜色反应	68		
4.7 蛋白质的分离、纯化与鉴定	69	6 大分子复合物	115
4.7.1 蛋白质分离纯化的过程和一般 原则	69	6.1 糖与脂质的复合物	115
4.7.2 蛋白质分离纯化的一般方法	69	6.1.1 糖基甘油酯	115
4.7.3 蛋白质含量的测定与纯度鉴定	71	6.1.2 鞘糖脂	116
4.7.4 蛋白质相对分子质量的测定方法	72	6.2 糖与蛋白质的复合物	117
4.8 蛋白质组学简介	72	6.2.1 糖蛋白	118
4.8.1 蛋白质组学研究的内容	73	6.2.2 蛋白聚糖	120
4.8.2 研究蛋白质组学的实验技术	74	6.3 脂质与蛋白质的复合物	121
4.8.3 蛋白质组学的研究趋势	74	6.3.1 脂蛋白	121
		6.3.2 生物膜	123
5 核酸	79	6.4 蛋白质与核酸的复合物	132
5.1 概述	79	6.4.1 染色体	132
5.1.1 核酸的种类和分布	80	6.4.2 病毒	135
5.1.2 核酸的化学组成	81		
5.2 DNA 的分子结构	85	7 酶	142
		7.1 概述	142
		7.1.1 酶的概念	142
		7.1.2 酶催化作用的特点	142
		7.1.3 酶的化学本质	145

7.1.4 酶的命名与分类	145	7.9.2 酶的抽提	182
7.2 酶的结构与功能	149	7.9.3 酶的纯化及其方法	183
7.2.1 酶的活性中心	149	7.9.4 酶活力及其测定	184
7.2.2 酶原和酶原激活	150	7.9.5 酶纯度和产量	184
7.3 酶的作用机制	153	7.10 维生素与辅酶	186
7.3.1 诱导契合学说	153	7.10.1 维生素的生理作用与分类	186
7.3.2 邻近和定向效应	154	7.10.2 水溶性维生素	186
7.3.3 酸碱催化	154	7.10.3 脂溶性维生素	195
7.3.4 共价催化	154		
7.3.5 微环境触发酶的催化反应	155	8 糖类的分解代谢	203
7.4 酶促反应动力学	156	8.1 双糖和多糖的酶促降解	203
7.4.1 酶的催化作用与分子活化能	156	8.1.1 麦芽糖、蔗糖降解为单糖	203
7.4.2 酶促反应的中间产物转化	158	8.1.2 淀粉、糖原的降解	204
7.4.3 酶促反应的 Michaelis-Menten 方程	159	8.1.3 纤维素、果胶的降解	205
7.4.4 修正的 Michaelis-Menten 方程	159	8.2 糖酵解	207
7.4.5 K_m 的涵义与测定	161	8.2.1 糖酵解的概念	207
7.5 影响酶促反应速率的因素	163	8.2.2 糖酵解的化学历程	207
7.5.1 酶促反应初速率的测定	163	8.2.3 糖酵解途径的调控	211
7.5.2 底物浓度对酶促反应速率的 影响	164	8.2.4 糖酵解的化学计量	211
7.5.3 酶浓度对酶促反应速率的影响	164	8.2.5 糖酵解的生物学意义	212
7.5.4 温度对酶促反应的影响	164	8.2.6 丙酮酸的去路	212
7.5.5 pH 对酶促反应的影响	165	8.3 三羧酸循环	213
7.5.6 激活剂的影响	166	8.3.1 丙酮酸氧化生成乙酰 CoA	213
7.5.7 抑制剂对酶促反应速率的影响	166	8.3.2 三羧酸循环的化学历程	214
7.6 别构酶、共价调节酶、同工酶和诱 导酶	171	8.3.3 三羧酸循环的调控	216
7.6.1 别构酶	171	8.3.4 三羧酸循环的化学计量	217
7.6.2 共价调节酶	173	8.3.5 有氧化中水分子的产生与 消耗	219
7.6.3 同工酶	173	8.3.6 有氧化中 CO_2 的产生	219
7.6.4 诱导酶	175	8.3.7 三羧酸循环的特点	219
7.7 核酶、脱氧核酶及抗体酶	175	8.3.8 三羧酸循环的意义	219
7.7.1 核酶	176	8.3.9 草酰乙酸的回补	220
7.7.2 脱氧核酶	178	8.4 磷酸戊糖途径	221
7.7.3 抗体酶	179	8.4.1 磷酸戊糖途径的化学历程	221
7.8 酶工程	180	8.4.2 磷酸戊糖途径的调控	224
7.8.1 酶工程的基本内容	180	8.4.3 磷酸戊糖途径的化学计量	224
7.8.2 酶工程的基本方法	180	8.4.4 磷酸戊糖途径的特点和意义	225
7.8.3 酶工程技术应用	181	8.5 糖醛酸途径	225
7.9 酶的提取、纯化与活力测定	182	8.6 其他单糖的代谢	227
7.9.1 酶的提取和纯化准备	182	8.6.1 果糖的降解	227
		8.6.2 半乳糖降解	228

8.6.3	甘露糖降解	228	10.3.6	果胶的生物合成	294
8.7	血糖	229	10.4	糖组学简介	295
8.7.1	血糖的来源与去路	229	10.4.1	糖链结构的多样性	295
8.7.2	血糖浓度的调节	230	10.4.2	糖类的生物功能	295
9	生物氧化	233	10.4.3	糖链结构研究方法	296
9.1	概述	233	10.4.4	糖工具酶	297
9.1.1	生物氧化的概念和特点	233	10.4.5	肽聚糖的生物合成、转运与 装配	298
9.1.2	生物化学反应中的自由能变化	234	11	脂质代谢	306
9.1.3	高能化合物	238	11.1	脂肪的分解代谢	306
9.2	呼吸链	241	11.1.1	脂肪的水解	306
9.2.1	线粒体	241	11.1.2	甘油代谢	307
9.2.2	电子传递链	241	11.1.3	脂肪酸的分解	307
9.3	氧化磷酸化	248	11.1.4	酮体代谢	317
9.3.1	氧化磷酸化的概念	248	11.1.5	乙醛酸循环	317
9.3.2	氧化磷酸化的机制	249	11.2	脂肪的合成代谢	321
9.3.3	氧化磷酸化的解偶联和抑制	254	11.2.1	甘油的生物合成	321
9.3.4	线粒体穿梭系统	255	11.2.2	脂肪酸的生物合成	321
9.4	其他末端氧化酶系统	257	11.2.3	三酰甘油的生物合成	330
9.4.1	多酚氧化酶/抗坏血酸氧化酶	257	11.3	其他脂质的代谢	330
9.4.2	黄素蛋白氧化酶	257	11.3.1	磷脂的降解与生物合成	330
9.4.3	过氧化氢酶、过氧化物酶和超氧 化物歧化酶	257	11.3.2	糖脂的降解与生物合成	331
9.4.4	植物抗氰氧化酶	258	11.3.3	胆固醇的生物合成与转化	335
10	糖类的合成代谢	261	12	主要含氮化合物代谢	340
10.1	光合作用	261	12.1	氨基酸的分解代谢	340
10.1.1	光合作用概述	261	12.1.1	氨基酸的分解与转化共同途径	340
10.1.2	光反应	263	12.1.2	氨基酸分解产物的去路	344
10.1.3	卡尔文循环(C ₃ 途径)	270	12.1.3	个别氨基酸的分解	347
10.1.4	C ₄ 途径	277	12.2	氨基酸转变成其他化合物	350
10.2	糖异生作用	280	12.2.1	多胺	350
10.2.1	葡萄糖异生途径	280	12.2.2	生物碱	350
10.2.2	糖酵解与葡萄糖异生作用的 关系	283	12.2.3	氨基酸衍生的植物和动物激素	351
10.3	蔗糖和多糖的生物合成	285	12.3	氨基酸的合成代谢	352
10.3.1	糖核苷酸的作用	285	12.3.1	氮素循环	352
10.3.2	蔗糖的生物合成	286	12.3.2	生物固氮	353
10.3.3	淀粉和糖原的生物合成	288	12.3.3	硝酸盐的还原作用	353
10.3.4	纤维素的生物合成	293	12.3.4	氮的同化作用	355
10.3.5	半纤维素的生物合成	293	12.3.5	氨基酸的生物合成	356
			12.3.6	一碳基团代谢	361

12.3.7 硫酸根还原	363	14.1.2 tRNA	437
12.4 核苷酸的分解代谢	365	14.1.3 核糖体	438
12.4.1 核苷酸的降解	365	14.1.4 辅助因子	440
12.4.2 嘌呤的分解	366	14.2 蛋白质的生物合成过程	442
12.4.3 嘧啶的分解	368	14.2.1 原核生物蛋白质的生物合成 过程	442
12.5 核苷酸的生物合成	369	14.2.2 真核生物蛋白质的生物合成 特点	448
12.5.1 核糖核苷酸的生物合成	370	14.2.3 蛋白质合成的抑制剂	449
12.5.2 脱氧核糖核苷酸的生物合成	376	14.3 肽链合成后的折叠与修饰	449
13 核酸的生物合成与降解	382	14.3.1 多肽链的折叠	449
13.1 DNA 的生物合成	382	14.3.2 多肽链的修饰	450
13.1.1 DNA 的半保留复制	382	14.4 蛋白质的定位	450
13.1.2 原核生物 DNA 的复制	384	14.4.1 共翻译转移	450
13.1.3 真核生物 DNA 的复制	396	14.4.2 翻译后转移	452
13.1.4 DNA 复制的其他类型	400	14.5 蛋白质的酶促降解	452
13.1.5 确保 DNA 复制忠实性的机制	401	14.5.1 细胞内蛋白质降解的重要性	453
13.1.6 逆转录	402	14.5.2 细胞内蛋白质降解的机制	453
13.2 DNA 的突变与重组	404	15 物质代谢的联系及其调控	457
13.2.1 DNA 突变	404	15.1 物质代谢的相互联系	457
13.2.2 DNA 重组	406	15.1.1 代谢由分解代谢与合成代谢 组成	459
13.3 DNA 的损伤与修复	408	15.1.2 物质代谢与能量代谢的关系	459
13.3.1 DNA 损伤的类型及产生的 原因	408	15.1.3 物质代谢之间的相互关系	460
13.3.2 修复的方式与机制	409	15.1.4 代谢途径交叉形成网络	461
13.4 RNA 的生物合成	413	15.2 代谢调节与控制	462
13.4.1 原核生物的转录	414	15.2.1 酶活性的调节	462
13.4.2 真核生物的转录	416	15.2.2 酶量的调节	468
13.4.3 真核生物前体 RNA 的加工	418	15.2.3 细胞区域化调节	475
13.4.4 RNA 的复制	422	15.2.4 细胞信号转导	475
13.5 核酸的酶促降解	423	《生物化学》网络信息资源	490
13.5.1 核酸酶	424	主要参考文献	492
13.5.2 脱氧核糖核酸酶	426		
13.5.3 限制性内切酶	427		
14 蛋白质的生物合成与降解	433		
14.1 蛋白质的合成体系	433		
14.1.1 mRNA 与遗传密码	433		

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)。如果说 21 世纪是生物科学时代的话,那么生物化学正处于其发展的黄金时期。

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,而是以网络状的形式存在。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

在代谢过程中涉及到的能量转换。

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 年中出现了令人惊愕的进展。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-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哪种生物、哪类细胞、哪个器官或组织,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、核酸以及一类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 Libig 认为酵母发酵成为酒精属于有机化学反应的经典观点,从而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,涉及的面越来越广,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,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,植物的抗寒性与植物的生物膜有密切关系。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的代谢变化的研究,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

为人类服务。

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,在医药上占有重要地位。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,是由于蛇毒液中含有磷酸二酯酶,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。德国农产品产值与附加值之比为1:2.3、美国为1:1.8、日本为1:2.2,而我国仅为1:0.5,与发达国家相差较大。大量农产品只作为廉价原料提供给国外,然后再买回别人高附加值产品。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。例如,动物软骨原料价格为2.0元/kg,而提取出来的活性物质则达到120元/kg。

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