



“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材  
中国高等教育学会医学教育专业委员会规划教材

全国高等医学院校教材  
供基础、临床、预防、口腔医学类专业用

# 生物化学

(第3版)

主编 李刚 马文丽

*Biochemistry*



北京大学医学出版社



“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材

中国高等教育学会医学教育专业委员会规划教材  
全国高等医学院校教材

供基础、临床、预防、口腔医学类专业用

# 生物化学

## Biochemistry

(第3版)

主 编 李 刚 马文丽

副主编 (按姓名汉语拼音排序)

贺俊崎 倪菊华 王 杰

王海生 杨 洁

编 委 (按姓名汉语拼音排序)

陈汉春 (中南大学基础医学院)

王海生 (内蒙古医科大学)

德 伟 (南京医科大学)

王丽颖 (吉林大学白求恩医学部)

贺俊崎 (首都医科大学)

王志刚 (哈尔滨医科大学)

黄 瑾 (石河子大学医学院)

谢书阳 (滨州医学院)

姜 涛 (大连医科大学)

燕 秋 (大连医科大学)

李 刚 (北京大学医学部)

杨 洁 (天津医科大学)

马文丽 (南方医科大学)

杨 霞 (中山大学中山医学院)

倪菊华 (北京大学医学部)

张 涛 (佳木斯大学基础医学院)

覃 扬 (四川大学华西医学中心)

张丽娟 (首都医科大学)

石如玲 (新乡医学院)

张艳君 (天津医科大学)

王 杰 (沈阳医学院)

周晓慧 (承德医学院)

北京大学医学出版社

SHENGWU HUAXUE

图书在版编目 (CIP) 数据

生物化学 / 李刚, 马文丽主编. — 3 版. — 北京:  
北京大学医学出版社, 2013.12  
ISBN 978-7-5659-0754-8

I. ①生… II. ①李… ②马… III. ①生物化学—医学院校—教材 IV. ①Q5

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2013) 第 317030 号

生物化学 (第 3 版)

---

主 编: 李 刚 马文丽

出版发行: 北京大学医学出版社 (电话: 010-82802230)

地 址: (100191) 北京市海淀区学院路 38 号 北京大学医学部院内

网 址: <http://www.pumpress.com.cn>

E-mail: [booksale@bjmu.edu.cn](mailto:booksale@bjmu.edu.cn)

印 刷: 北京圣彩虹制版印刷技术有限公司

经 销: 新华书店

责任编辑: 赵 欣 责任校对: 金彤文 责任印制: 苗 旺

开 本: 850mm × 1168mm 1/16 印张: 31.5 字数: 915 千字

版 次: 2013 年 12 月第 3 版 2013 年 12 月第 1 次印刷

书 号: ISBN 978-7-5659-0754-8

定 价: 65.00 元

版权所有, 违者必究

(凡属质量问题请与本社发行部联系退换)

# 全国高等医学院校临床专业本科教材评审委员会

主任委员 王德炳 柯 杨

副主任委员 吕兆丰 程伯基

秘 书 长 陆银道 王凤廷

委 员 (按姓名汉语拼音排序)

白咸勇 曹德品 陈育民 崔慧先 董 志

郭志坤 韩 松 黄爱民 井西学 黎孟枫

刘传勇 刘志跃 宋焱峰 宋印利 宋远航

孙 莉 唐世英 王 宪 王维民 温小军

文民刚 线福华 袁聚祥 曾晓荣 张 宁

张建中 张金钟 张培功 张向阳 张晓杰

周增桓

# 序

北京大学医学出版社组织编写的全国高等医学院校临床医学专业本科教材（第2套）于2008年出版，共32种，获得了广大医学院校师生的欢迎，并被评为教育部“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材。这是在教育部教育改革、提倡教材多元化的精神指导下，我国高等医学教材建设的一个重要成果。为配合《国家中长期教育改革和发展纲要（2010—2020年）》，培养符合时代要求的医学专业人才，并配合教育部“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材建设，北京大学医学出版社于2013年正式启动全国高等医学院校临床医学专业（本科）第3套教材的修订及编写工作。本套教材近六十种，其中新启动教材二十余种。

本套教材的编写以“符合人才培养需求，体现教育改革成果，确保教材质量，形式新颖创新”为指导思想，配合教育部、国家卫生和计划生育委员会在医药卫生体制改革意见中指出的，要逐步建立“5+3”（五年医学院校本科教育加三年住院医师规范化培训）为主体的临床医学人才培养体系。我们广泛收集了对上版教材的反馈意见。同时，在教材编写过程中，我们将与更多的院校合作，尤其是新启动的二十余种教材，吸收了更多富有—线教学经验的老师参加编写，为本套教材注入了新鲜的活力。

新版教材在继承和发扬原教材结构优点的基础上，修改不足之处，从而更加层次分明、逻辑性强、结构严谨、文字简洁流畅。除了内容新颖、严谨以外，在版式、印刷和装帧方面，我们做了一些新的尝试，力求做到既有启发性又引起学生的兴趣，使本套教材的内容和形式再次跃上一个新的台阶。为此，我们还建立了数字化平台，在这个平台上，为适应我国数字化教学、为教材立体化建设作出尝试。

在编写第3套教材时，一些曾担任第2套教材的主编由于年事已高，此次不再担任主编，但他们对改版工作提出了很多宝贵的意见。前两套教材的作者为本套教材的日臻完善打下了坚实的基础。对他们所作出的贡献，我们表示衷心的感谢。

尽管本套教材的编者都是多年工作在—线的教师，但基于现有的水平，书中难免存在不当之处，欢迎广大师生和读者批评指正。

王德炳 柯杨

2013年11月

## 第3版前言

从2009年本教材第2版发行至今已经过去了5年,又到了再版更新的时候了。生物化学与分子生物学领域发展日新月异,这次更新的主要目标是补充更新原版内容,以跟上本领域快速发展的步伐。此外,还要对原教材的一些不足之处进行修改,这主要考虑到目前国内生物化学教材总有一些不尽如人意的地方,包括本教材亦是如此。其中有一些问题是国内教材的通病,也有一些小问题虽然影响不大,但延续多年,也需修改。我们特别感谢中国医学科学院基础医学研究所杨克恭教授在本教材编写中提出了很多非常好的建议和意见,这些建议和意见对本教材的编写起到重要的指导作用。

根据2013年北京大学医学出版社组织召开的教育部“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材临床专业主编会的会议精神,组织全国18所高等医学院校的教师对本教材进行修订再版。在编写过程中各位编委参考了国外最新生物化学教材,结合国内本领域教材的特点,也与最新修订的国家执业医师考试大纲(2013年版)以及教育部硕士研究生入学考试西医综合考试大纲(2012年版)的要求保持了一致。这次再版总的目的是要编写一部反映本领域最新进展和实用的高等医学临床专业本科生物化学教材。

本教材的编写在上一版章节格局的基础上,对一些内容进行了修改调整。例如在第一章蛋白质的结构与功能中,新增了特殊氨基酸等内容;删减修改了蛋白质的理化性质及其分离纯化的部分内容。在第二章核酸的结构与功能中,增加了长非编码RNA(lncRNA)的内容。第三章酶的部分内容顺序进行了调整,增加了“多酶复合物及多功能酶”的内容。在第四章糖代谢中更新了磷酸戊糖途径反应过程。在第六章生物氧化中,对生物氧化特点、呼吸链复合体组成、呼吸控制做了部分补充,对其他内容也做了一些调整。在第七章氨基酸代谢中,考虑到国外主要生物化学教材都已经将组氨酸作为营养必需氨基酸,因此,营养必需氨基酸由原来的8种改成了现在的9种,并增加了营养条件必需氨基酸的概念;对本章一些图表也进行了更新或修改,使其更加准确明了;本章还增加了相关临床疾病的发病机制的介绍。在第八章核苷酸代谢中,把核酸的降解改为更为简单的食物中核酸的消化,增加了代谢途径的重点说明,例如关键反应、调节酶、代谢特点以及与临床的联系等,便于学生学习。在第九章物质代谢的相互联系与调节中,将以往的“关键酶”和“限速酶”一律改成“调节酶”,并且全书保持一致。在第十一章RNA的生物合成一章,增加了原核RNA聚合酶“ $\omega$ 亚基”,提示RNA聚合酶的校对功能;对真核RNA聚合酶II的描述有更新,并加入“CTD”新进展;新增原核启动子的其他序列的描述,如UP element、discriminator等;新增“流产性起始”概念;对真核转录因子TF II H功能、mRNA和tRNA加工的描述有更新;将“不对称转录”作为RNA合成的方式进行介绍,而不强调它的概念。在第十二章蛋白质的生物合成中,强调了催化肽键合成的肽酰转移酶(转肽酶)在本质上不是蛋白质,而是由大亚基的rRNA催化,本质上属于核酸。第十三章基因表达调控在翻译水平调控中,新增了SD序列、密码子和翻译RNA的调控。在第十五章重组DNA技术中增加了一个延伸阅读框,简述了基因工程的发现及重大发展历程;增补了新图表;补充了近年分子生物学的新进展及与医学的相互联系。在第十六章细胞信号转导中增加了综合细胞信号转导方面的成熟进展;在细胞膜结构和膜受体部分,增加了关于脂筏的研究内容;在细胞内受体部分,补充了核受体的内容。在第十八

章血液的生物化学中，补充了 2,3-BPG 和珠蛋白基因的相关知识。在第十九章肝的生物化学中，在生物转化一节增添了其意义和细胞色素 P<sub>450</sub> 酶类在前致癌物转化中的作用。在第二十章维生素与必需微量元素中，增加了全反式维甲酸的发育调节功能以及维生素 A 的抗氧化功能等。在第二十一章常用分子生物学技术中增加了影响 PCR 体系的因素及其作用，增加了对生物芯片技术和 RNA 干扰技术的介绍。

本书的修订主要参考了国内其他一些生物化学教材，也参考了国际生物化学界享有盛誉的英文教材，包括 *Lehninger Principles of Biochemistry* (2008 年，第 5 版)、*Principles and Techniques of Biochemistry and Molecular Biology* (2010 年，第 7 版)、*Harper's Illustrated Biochemistry* (2009 年，第 28 版)、*Biochemistry* (2014 年，第 6 版) 和 *Human Biochemistry and Disease* (2008 年，第 1 版)。

本教材虽然在内容上比上一版有了一定进步，但在编写中难免会有不足和失误。我们敬请使用本教材的老师和同学及时指出教材中的错误和缺点，以便再次印刷时修订。所有编者对您提出的宝贵意见表示衷心感谢。

编者



# 目 录

绪 论..... 1	第二节 研究生物化学的目的及其与医学的关系..... 2
第一节 生物化学的研究内容..... 1	

## 第一篇 生物大分子的结构与功能

第一章 蛋白质的结构与功能..... 4	第四节 核酸酶 ..... 59
第一节 概述..... 4	
第二节 蛋白质的分子组成..... 6	第三章 酶 ..... 61
第三节 蛋白质的分子结构 ..... 13	第一节 酶的分子结构 ..... 61
第四节 蛋白质结构与功能的关系 ..... 21	第二节 酶促反应的特点 ..... 64
第五节 蛋白质的理化性质及其分离纯化 ..... 27	第三节 酶促反应的机制 ..... 66
第六节 蛋白质的一级结构测定 ..... 33	第四节 酶促反应的动力学 ..... 67
	第五节 酶活性的调节 ..... 76
第二章 核酸的结构与功能 ..... 41	第六节 酶活性的测定 ..... 80
第一节 核酸的分子组成 ..... 41	第七节 酶的命名与分类 ..... 83
第二节 核酸的分子结构 ..... 45	第八节 其他具有催化作用的生物分子 ..... 85
第三节 核酸的理化性质 ..... 56	第九节 酶与医学的关系 ..... 89

## 第二篇 代谢及其调节

第四章 糖代谢 ..... 94	第一节 概述..... 171
第一节 概述 ..... 94	第二节 线粒体氧化体系..... 172
第二节 糖的分解代谢 ..... 96	第三节 ATP 的生成、储存和利用 ... 178
第三节 糖原的合成与分解..... 111	第四节 非线粒体氧化体系..... 186
第四节 糖异生..... 116	
第五节 血糖及其调节..... 121	第七章 氨基酸代谢..... 191
	第一节 蛋白质的营养和氨基酸的生理作用..... 191
第五章 脂类代谢..... 127	第二节 蛋白质的消化及吸收..... 194
第一节 概述..... 127	第三节 蛋白质的腐败作用..... 197
第二节 血浆脂蛋白..... 128	第四节 氨基酸的一般代谢..... 199
第三节 三酰甘油的代谢..... 139	第五节 氨的代谢..... 207
第四节 磷脂的代谢..... 152	第六节 个别氨基酸代谢..... 215
第五节 胆固醇的代谢..... 155	
第六节 脂肪酸源激素的代谢..... 163	第八章 核苷酸代谢..... 228
	第一节 核苷酸的合成..... 228
第六章 生物氧化..... 171	



## 目 录

第二节 核苷酸的分解代谢·····	240	第一节 物质代谢的相互联系·····	246
第九章 物质代谢的相互联系与调节·····	246	第二节 物质代谢的调节·····	249
		第三节 物质代谢调节异常与疾病·····	256

## 第三篇 分子生物学基础

第十章 DNA 的生物合成·····	260	第一节 基因表达及其调控的概念及特点·····	317
第一节 DNA 的复制·····	261	第二节 原核基因表达调控·····	320
第二节 DNA 的修复合成·····	269	第三节 真核基因表达调控·····	327
第三节 逆转录作用·····	271	第十四章 基因、基因组和人类基因组计划·····	338
第十一章 RNA 的生物合成·····	275	第一节 基因·····	338
第一节 转录体系·····	275	第二节 基因组·····	341
第二节 转录过程·····	280	第三节 人类基因组计划·····	346
第三节 转录后的加工过程·····	283	第十五章 重组 DNA 技术·····	352
第四节 RNA 的复制·····	289	第一节 概述·····	352
第十二章 蛋白质的生物合成·····	292	第二节 重组 DNA 基本原理·····	358
第一节 蛋白质合成体系·····	292	第三节 重组 DNA 技术在医学中的应用·····	363
第二节 蛋白质的合成过程·····	297		
第三节 蛋白质合成与医学·····	312		
第十三章 基因表达调控·····	317		

## 第四篇 专 题 篇

第十六章 细胞信号转导·····	370	第三节 红细胞的代谢特点与血红蛋白的生物合成·····	409
第一节 生物膜的转运功能与细胞通讯·····	370	第十九章 肝的生物化学·····	417
第二节 信号分子·····	375	第一节 肝在物质代谢中的作用·····	417
第三节 受体·····	376	第二节 肝的生物转化作用·····	420
第四节 主要的信息传递途径·····	380	第三节 胆汁与胆汁酸代谢·····	425
第五节 信号转导与疾病·····	388	第四节 胆色素代谢与黄疸·····	429
第十七章 癌基因、抑癌基因与生长因子·····	391	第二十章 维生素与必需微量元素·····	435
第一节 癌基因·····	391	第一节 概述·····	435
第二节 抑癌基因·····	395	第二节 脂溶性维生素·····	435
第三节 生长因子·····	399	第三节 水溶性维生素·····	442
第十八章 血液的生物化学·····	403	第四节 必需微量元素·····	452
第一节 血液的化学成分与功能·····	403	第二十一章 常用分子生物学技术·····	458
第二节 血浆蛋白质·····	405	第一节 核酸分子杂交·····	458

第二节 聚合酶链反应·····	460	期刊·····	473
第三节 DNA 的序列分析·····	463		
第四节 转基因动物、克隆动物和基因 敲除技术·····	465	附录 2 医学生物化学与分子生物学 大事记·····	475
第五节 生物芯片技术·····	467		
第六节 RNA 干扰技术·····	468	中英文专业词汇索引·····	482

附录 1 推荐的课外参考读物与专业研究类

义。遗传的主要物质基础是 DNA，基因即 DNA 分子的功能片段。随着基因工程技术的发展，许多基因工程产品将应用于人类疾病的诊断和治疗。基因分子生物学除进一步研究 DNA 的结构与功能外，将更注重对信息传递中调控规律的研究。DNA 重组、转基因、基因敲除、人类基因组计划及蛋白质组计划等的发展，将大大推动这一领域的研究进展。

## 第二节 研究生物化学的目的及其与医学的关系

生物化学的根本目标是揭示生命的奥秘。若将组成生物体的物质逐一分离研究，均为非生命物质，并遵守物理和化学的规律，然而由这些物质组成的生物体何以呈现及维持各种生命现象，这是生物化学要探讨和阐明的问题。当然，更深一层的目标是了解生命的起源。可见，研究生物化学的目的是了解和掌握生命的规律，适应自然规律，使人类生活更美好。

生物化学与分子生物学是边缘性学科，发展又十分迅速，形成了许多新理论、新概念，如基因组学、蛋白质组学、RNA 组学等；同时发展了许多新技术，如重组 DNA 技术、基因工程、基因芯片、克隆技术、转基因动物等。生物化学与分子生物学的理论和方法已被其他基础医学学科广泛应用，并已形成了许多新的学科分支，如分子免疫学、分子遗传学、分子细胞生物学、分子病理学、分子药理学、分子病毒学等。反过来，这些基础学科也促进生物化学的发展，例如，免疫学的方法被广泛应用于蛋白质及受体的研究，遗传学的方法被应用于基因分子生物学的研究，病理学的肿瘤癌基因的研究，基因表达调控的规律是在细菌研究的基础上深入至真核生物的研究。总之，当前生命科学中各相关学科互相渗透，互相促进，不断形成新的学科，例如生物信息学，并且还将会出现更多新的学科。

健康科学涉及两大关键问题：一是为了解和维持人体的健康生活，正常的生化反应和过程是健康的基础，人体必须不断地与外环境进行物质交换，摄入必需的营养成分，适应外环境的变化，以维持体内环境的稳定。其二是为有效防治疾病。代谢的紊乱可导致疾病，所以了解紊乱的环节并纠正之，是有效治疗疾病的依据。通过生化检查，可帮助疾病的诊断，例如糖代谢障碍可导致糖尿病，充分了解糖代谢及其调节的规律能为治疗糖尿病制订有效的方案，也为疾病的诊断和预防提供依据。可见，临床医学无论在预防还是治疗工作中都会应用生物化学的知识。反过来临床实践也为生物化学的研究提供丰富的源泉，例如恶性肿瘤使生物化学和分子生物学深入对癌基因的研究，通过对后者的深入研究，又加深了对正常细胞生长、分化的规律和信号转导途径的研究和了解。对动脉粥样硬化症的研究，促进对胆固醇、脂蛋白、受体乃至相关基因等的生物化学研究。

因此，生物化学已经不仅仅被看作一门基础课，而成为一门与临床密切相关的专业课。只有扎实地掌握生物化学的基本理论和基本技能，才有望成为合格的医务工作者。

(马文丽 德 伟)

# 第一篇

## 生物大分子的结构与功能

# 第一章 蛋白质的结构与功能

早在 19 世纪，科学家们就发现含氮天然产物对动物的生存是必需的，1839 年荷兰化学家 G. J. Mulder 首次采用蛋白质（protein，源自希腊语 proteios，意为“第一重要的”）来表示这类化合物。蛋白质的基本组成单位是 L- $\alpha$ -氨基酸，常见的有 20 种，称为基本氨基酸，除此之外，近年来又发现了 2 种新的基本氨基酸，即硒半胱氨酸和吡咯赖氨酸。氨基酸可借肽键连接形成多肽链，多肽链中氨基酸的排列顺序构成蛋白质的一级结构。在此基础之上，多肽链又可折叠盘绕形成二级、三级及四级空间结构。蛋白质的一级结构是其生物学功能的基础，一级结构决定空间结构，空间结构相似者往往其生物学功能亦相似。

蛋白质的理化性质部分与氨基酸类似，可两性解离，有呈色反应，同时亦具有高分子化合物的特点，即有胶体性质，易沉降，不易透过半透膜，可变性、沉淀、凝固等。依据这些性质，可以进行蛋白质的分离纯化，以便深入研究这一类重要的生物大分子。

蛋白质是生物体内重要的高分子有机物，是生物体结构和生命活动的重要物质基础。它不仅在生物体内含量丰富，而且具有多种多样的生物学功能。对于人体而言，蛋白质约占人体干重的 45%，分布遍及所有的组织器官，是机体细胞的重要组成成分，也是机体组织更新和修补的主要原料，在人体的生长、发育、运动、遗传、繁殖等生命活动中起着重要作用。可以说没有蛋白质就没有生命活动的存在。

## 第一节 概 述

### 一、蛋白质是构成生物体的重要组成物质

生物体无论简单还是复杂，其细胞的重要组成成分都有蛋白质参与。以病毒（virus）为例，它们虽不具备最简单的细胞形态或结构，却有蛋白质与核酸结合而成的核蛋白（nucleo-protein），使它们能够生长、繁殖、致病。例如烟草花叶病毒（tobacco mosaic virus, TMV），它能使烟草致病，人们将其纯化结晶，并储存数年后再接种到宿主烟叶上，它仍能够生长、繁殖并使烟叶感染花叶病，同时病毒核蛋白也大量增加。这说明在病毒这种极简单的生命形式中，蛋白质亦充当了重要的结构物质。再如朊病毒（prion）是一类只有蛋白质而没有核酸的病原体，若其结构发生某种确定的改变则可引起动物或人的朊病毒病。朊病毒的发现打破了“病毒必须有核酸”的传统观念，进一步证实了蛋白质在生物体生命活动中的重要地位。美国神经生物化学家 S. B. Prusiner 因发现了以蛋白质为遗传媒介的新型病毒——朊病毒而荣获 1997 年度诺贝尔医学及生理学奖。

### 二、蛋白质是生物体生命活动的执行者

生物体结构越复杂，其蛋白质种类和功能也越繁多，即使在单细胞生物中所发现的蛋白质也有数千种，而人体内大约含有 30 万种蛋白质。

蛋白质作为生命活动的执行者，在生物体内发挥着多种多样的功能，目前所认识到的主要

功能包括以下几类:

1. 催化功能 有催化功能的蛋白质称为酶,生物体新陈代谢的全部化学反应都是由酶来催化完成的。如己糖激酶催化腺苷三磷酸的磷酸根转移至葡萄糖,使葡萄糖磷酸化而活化;乳酸脱氢酶可催化乳酸脱氢转变成丙酮酸;DNA聚合酶参与DNA的复制和修复。

2. 调节功能 在生物体正常的生命活动如代谢、生长、发育、分化、生殖等过程中,多肽和蛋白质激素起着极为重要的调节作用。如调节糖代谢的胰岛素(insulin);与生长和生殖有关的促甲状腺素(thyrotropin)、促生长素(somatotropin)、黄体生成素(luteinizing hormone, LH)和促卵泡激素(follicle stimulating hormone, FSH)等。重要的肽类激素包括促肾上腺皮质激素、抗利尿激素(antidiuretic hormone)、胰高血糖素(glucagon)和降钙素(calcitonin)。另外,许多激素的信号常常通过G蛋白(GTP结合蛋白)介导。其他还有转录和翻译调控蛋白质,包括与DNA紧密结合的组蛋白及某些酸性蛋白质等。

3. 运输功能 在生命活动过程中,许多小分子及离子的运输是由各种专一的蛋白质来完成的,它们携带小分子从一处到另一处,通过细胞膜,在血液循环中、不同组织间运载代谢物。如血红蛋白是转运氧和二氧化碳的工具;血清白蛋白可运输游离脂肪酸及胆红素等。

4. 运动功能 从最低等的细菌鞭毛运动到高等动物的肌肉收缩都是通过蛋白质实现的,即某些蛋白质使细胞和器官具有收缩能力,可使其改变形状或运动。如骨骼肌收缩靠肌动蛋白(actin)和肌球蛋白(myosin),这两种蛋白质在非肌肉细胞中也存在。微管蛋白用于构建微管,微管的作用是与鞭毛及纤毛中的动力蛋白(dynein)协同推动细胞运动。

5. 免疫和防御功能 生物体为了维持自身的生存而拥有多种类型的防御手段,其执行者大多数为蛋白质。例如抗体即是一类高度专一的蛋白质,它能识别和结合侵入生物体的外来物质,如异物蛋白质、病毒和细菌等。又如凝血酶与纤维蛋白原参与血液凝固,从而防止失血。

6. 营养和储存功能 卵白蛋白和牛奶中的酪蛋白是提供氨基酸的储存蛋白质。在某些植物、细菌及动物组织中发现的铁蛋白可以储存铁。

7. 机械支持和保护功能 许多蛋白质起支持“细丝”、“薄片”或“缆绳”作用,给生物结构以强度及保护。肌腱和软骨的主要成分是胶原蛋白(collagen),它具有很高的抗张强度。韧带含有弹性蛋白(elastin),形成蛋白质“缆绳”,具有双向抗拉强度。头发、指甲和皮肤主要由坚韧的不溶性角蛋白(keratin)组成。蚕丝和蜘蛛网的主要成分是纤维蛋白(fibrin)。某些昆虫的翅膀具有近乎完美无缺的回弹特性,它由节肢弹性蛋白(resilin)构成。

8. 其他功能 有些蛋白质的功能相当特异,如M-甜蛋白(monellin)是非洲的一种植物蛋白,很甜,可作为一种非脂肪性、非毒性的甜味剂。又如南极水域中的有些鱼类,其血液中含有抗冻蛋白(anti-freeze protein),可保护血液不被冻凝,使生物体在低温下得以生存,生命得以繁衍。还有蛋白质毒素,如蓖麻蛋白、白喉毒素、厌氧性肉毒梭菌毒素、蛇毒等,微量就可使高等动物产生强烈的毒性反应。

### 功能蛋白质组学

蛋白质组(proteome)指的是基因组(genome)表达的全部蛋白质。“蛋白质组学”(proteomics)是在整体水平上研究细胞内所有蛋白质的组成及其动态变化规律的新兴学科。它以蛋白质组为研究对象,从更深层次去认识生命活动的规律。DNA是遗传信息的主要载体,而蛋白质是生物学功能的主要体现者。基因组有均一性,即在同一生物个体的不同细胞中是一样的,而蛋白质有其自身特有的活动规律,仅仅从基因的角度研究是不够的。例如蛋白质的修饰加工、转运定位、结构变化、蛋白质与蛋白质之间的相互作用、蛋白质与其他生物分子的相互作用等活动,均无法在基因水平上获知。蛋白质的合成受时空等多因素的调控,在生命发育不同阶段的细胞内,蛋白质种类的构成是不一样的,蛋白质的种类和数量在同一生物个体的不同细胞中是各不相同的。因此,蛋白质组比基因组的含义要复杂得多,对“全部蛋白质”的研究是非常困难的。“功能蛋白质组学”(functional proteomics)则注重从局部入手,把目标



定位在蛋白质群体上。群体可大可小，取决于所要研究蛋白质的功能特点和所用研究手段。在对群体蛋白质研究的基础上，逐渐把多种不同的蛋白质群体统计组合，逐步描绘出接近于生命细胞“全部蛋白质”的蛋白质组图谱。然后，利用计算机图像分析技术系统分析比较，从中发现重要的蛋白质群体及其活动规律和关键蛋白质，并创建各种细胞的蛋白质组数据库。功能蛋白质组学的研究方法不断发展，目前常用的有二维凝胶电泳（two dimensional gel electrophoresis, 2-DE）和质谱分析（mass spectrometry, MS）。21世纪生命科学的重心已从基因组学转移到蛋白质组学，生命科学领域内一个崭新的蛋白质组时代开始。

## 第二节 蛋白质的分子组成

### 一、蛋白质的元素组成

从各种动植物组织中提取的蛋白质，经元素分析可知其中各种元素的含量：碳 50%~55%、氢 6%~8%、氧 19%~24%、氮 13%~19%和硫 0~4%。有些蛋白质还含有少量磷或硒以及金属元素铁、铜、锌、锰、钴、钼等，个别蛋白质还含有碘。

各种蛋白质的含氮量很接近，平均为 16%，动植物组织中含氮物又以蛋白质为主，因此只要测定生物样品中的含氮量，就可以按下式推算出样品中的蛋白质大致含量。计算公式为：

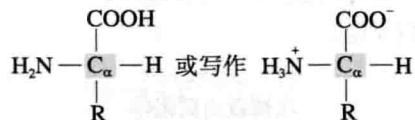
$$\text{每克样品中含氮克数} \times 6.25 \times 100 = \text{每 100 克样品中的蛋白质含量 (g/100g)}$$

### 二、蛋白质的基本结构单位——氨基酸

蛋白质是高分子化合物，可以受酸、碱或蛋白酶作用而水解成为其基本组成单位——氨基酸（amino acid）。无论是人体内的蛋白质，还是大肠埃希菌中的蛋白质，都是主要由 20 种氨基酸构成的，即这 20 种氨基酸是生物界通用的或是标准的氨基酸，亦称基本氨基酸。尽管基本氨基酸的种类有限，但组成蛋白质时，由于氨基酸的数目和连接顺序不同，因而可以组装成几乎无限种类的蛋白质。

#### （一）氨基酸的一般结构式

构成蛋白质的各种氨基酸，其化学结构式具有一个共同的特点，即在连接羧基的  $\alpha$  碳原子上还有一个氨基，故称  $\alpha$ -氨基酸。 $\alpha$ -氨基酸的一般结构式可用下式表示：



由上式可以看出，与  $\alpha$  碳原子相连的四个原子或基团各不相同（当 R 为 H 时除外），即氨基酸的  $\alpha$  碳原子是一个不对称碳原子，因此各氨基酸都存在 L 和 D 两种构型。组成蛋白质的氨基酸均为 L- $\alpha$ -氨基酸（甘氨酸除外），而生物界中发现的 D-型氨基酸大都存在于某些细菌产生的抗生素及个别植物的生物碱中。

#### （二）氨基酸的分类

组成蛋白质的氨基酸已发现的有 20 余种，但绝大多数蛋白质只由 20 种基本氨基酸组成（表 1-1）。对于 20 种基本氨基酸最常用的分类方法是按它们侧链 R 基团的极性分类，有四种主要类型：



1. 非极性 R 基氨基酸 这类氨基酸的特征是在水中溶解度小于极性 R 基氨基酸, 包括四种带有脂肪烃侧链的氨基酸 (丙氨酸、缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸)、两种含芳香环的氨基酸 (苯丙氨酸和色氨酸)、一种含硫氨基酸 (甲硫氨酸) 和一种亚氨基酸 (脯氨酸)。

2. 不带电荷的极性 R 基氨基酸 这类氨基酸的特征是比非极性 R 基氨基酸易溶于水, 包括三种具有羟基的氨基酸 (丝氨酸、苏氨酸和酪氨酸)、两种具有酰胺基的氨基酸 (谷氨酰胺和天冬酰胺)、一种含有巯基的氨基酸 (半胱氨酸) 和 R 基团只有一个氢但仍能表现一定极性的甘氨酸。

3. 带正电荷的 R 基氨基酸 这类氨基酸的特征是在生理条件下分子带正电荷, 是一类碱性氨基酸, 包括在侧链含有  $\epsilon$ -氨基的赖氨酸、含有带正电荷胍基的精氨酸和含有弱碱性咪唑基的组氨酸。

4. 带负电荷的 R 基氨基酸 这类氨基酸的特征是在生理条件下分子带负电荷, 是一类酸性氨基酸, 包括侧链含有羧基的天冬氨酸和谷氨酸。

表 1-1 组成蛋白质的 20 种基本氨基酸

中英文名称	中英文缩写	结构式	等电点 pI	pK <sub>1</sub> $\alpha$ -COOH	pK <sub>2</sub> $\alpha$ -NH <sub>2</sub>	pK <sub>R</sub> R-基团
<b>非极性 R 基氨基酸</b>						
丙氨酸 alanine	丙 Ala (A)		6.02	2.34	9.69	
缬氨酸 valine	缬 Val (V)		5.97	2.32	9.62	
亮氨酸 leucine	亮 Leu (L)		5.98	2.36	9.60	
异亮氨酸 isoleucine	异亮 Ile (I)		6.02	2.36	9.68	
苯丙氨酸 phenylalanine	苯丙 Phe (F)		5.48	1.83	9.13	
色氨酸 tryptophan	色 Trp (W)		5.89	2.38	9.39	
甲硫氨酸 methionine	甲硫 Met (M)		5.75	2.28	9.21	
脯氨酸 proline	脯 Pro (P)		6.48	1.99	10.96	

续表

中英文名称	中英文缩写	结构式	等电点 pI	pK <sub>1</sub> α-COOH	pK <sub>2</sub> α-NH <sub>2</sub>	pK <sub>R</sub> R-基团
<b>不带电荷的极性 R 氨基酸</b>						
丝氨酸 serine	丝 Ser (S)	$\begin{array}{c} \text{CH}_2-\text{CH}-\text{COO}^- \\   \quad   \\ \text{OH} \quad \text{NH}_3^+ \end{array}$	5.68	2.21	9.15	13.60
苏氨酸 threonine	苏 Thr (T)	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C}-\text{CH}-\text{CH}-\text{COO}^- \\   \quad   \\ \text{OH} \quad \text{NH}_3^+ \end{array}$	5.60	2.11	9.62	13.60
酪氨酸 tyrosine	酪 Tyr (Y)	$\begin{array}{c} \text{HO}-\text{C}_6\text{H}_4-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COO}^- \\   \\ \text{NH}_3^+ \end{array}$	5.66	2.20	9.11	10.07 苯酚羟基
谷氨酰胺 glutamine	谷胺 Gln (Q)	$\begin{array}{c} \text{H}_2\text{N}-\text{C}(=\text{O})-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COO}^- \\   \\ \text{NH}_3^+ \end{array}$	5.65	2.17	9.13	
天冬酰胺 asparagine	天胺 Asn (N)	$\begin{array}{c} \text{H}_2\text{N}-\text{C}(=\text{O})-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COO}^- \\   \\ \text{NH}_3^+ \end{array}$	5.41	2.02	8.80	
半胱氨酸 cysteine	半胱 Cys (C)	$\begin{array}{c} \text{CH}_2-\text{CH}-\text{COO}^- \\   \quad   \\ \text{SH} \quad \text{NH}_3^+ \end{array}$	5.07	1.96	10.28	8.18 巯基
甘氨酸 glycine	甘 Gly (G)	$\begin{array}{c} \text{H}-\text{CH}-\text{COO}^- \\   \\ \text{NH}_3^+ \end{array}$	5.97	2.34	9.60	
<b>带正电荷的 R 氨基酸 (碱性氨基酸)</b>						
精氨酸 arginine	精 Arg (R)	$\begin{array}{c} \text{H}-\text{N}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COO}^- \\   \quad   \\ \text{C}=\text{NH}_2^+ \\   \\ \text{NH}_2 \end{array}$	10.76	2.17	9.04	12.48 胍基
赖氨酸 lysine	赖 Lys (K)	$\begin{array}{c} \text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COO}^- \\   \quad   \\ \text{NH}_3^+ \quad \text{NH}_3^+ \end{array}$	9.74	2.18	8.95	10.53 ε-氨基
组氨酸 histidine	组 His (H)	$\begin{array}{c} \text{HN} \quad \text{N} \\ \diagdown \quad / \\ \text{CH}_2-\text{CH}-\text{COO}^- \\   \\ \text{NH}_3^+ \end{array}$	7.59	1.82	9.17	6.00 咪唑基
<b>带负电荷的 R 氨基酸 (酸性氨基酸)</b>						
天冬氨酸 aspartic acid	天冬 Asp (D)	$\begin{array}{c} \text{OOC}-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COO}^- \\   \\ \text{NH}_3^+ \end{array}$	2.98	2.09	9.60	3.86 β-羧基
谷氨酸 glutamic acid	谷 Glu (E)	$\begin{array}{c} \text{OOC}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COO}^- \\   \\ \text{NH}_3^+ \end{array}$	3.22	2.19	9.67	4.25 γ-羧基

### (三) 特殊氨基酸

除 20 种基本氨基酸外, 生物体中尚存在着多种特殊氨基酸, 它们的来源不同, 在生物体内或充当蛋白质和生物活性肽的重要成分, 或独立发挥多种生物学作用。

1. 硒半胱氨酸和吡咯赖氨酸 是生物体内组成蛋白质的第 21 和第 22 种基本氨基酸。

对于 20 种基本氨基酸的认识, 从 1806 年发现第一个氨基酸天冬酰胺开始, 直到 1938 年