

生物工程  
生物技术  
系 系 列



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

中国石油和化学工业优秀教材一等奖



# 生物化学

第三版

(工科类专业适用)

张洪渊 万海清 | 主编  
张庭芳 李青山 | 审定



化学工业出版社

生物工程  
生物技术  
系 列



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

中国石油和化学工业优秀教材一等奖



# 生物化学

第三版

(工科类专业适用)

张洪渊 万海清 | 主编  
张庭芳 李青山 | 审定



化学工业出版社

本书主要根据工科学生的知识背景和学习、应用需要，以现代生物化学和分子生物学的基础知识为主体，以在工业中的实际应用为实例，并适当介绍了发展趋势及最新成就；知识结构由浅入深，循序渐进，讲述通俗易懂，图表丰富。全书内容共分 15 章：绪论，糖化学，脂类和生物膜化学，蛋白质化学，核酸化学，酶化学，维生素、水和矿质平衡，能量代谢与生物能的利用，糖代谢，脂代谢，核酸代谢，蛋白质代谢，代谢的调节控制，基因工程与蛋白质工程，生物化学与新生物技术。

本书为国家级规划教材，可作为生物工程、生物技术、食品科学与工程、环境工程、发酵工程等工科专业学生学习生物化学知识的教材，也可供相关专业的师生参考使用。

#### 图书在版编目 (CIP) 数据

生物化学/张洪渊，万海清主编. —3 版. —北京：  
化学工业出版社，2014.1

普通高等教育“十一五”国家级规划教材（工科类  
专业适用）

ISBN 978-7-122-19165-6

I. ①生… II. ①张… ②万… 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 286493 号

---

责任编辑：赵玉清  
责任校对：宋 玮

文字编辑：周 偶  
装帧设计：尹琳琳

---

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 装：大厂聚鑫印刷有限责任公司  
787mm×1092mm 1/16 印张 21½ 字数 577 千字 2014 年 9 月北京第 3 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：35.00 元

版权所有 违者必究

# 前 言

本书自出版以来，很多高校作为教材或参考书用于教学中，已进行多次印刷，很好地满足学校教学的需求。在使用中部分师生提出了一些宝贵意见，其中之一是认为某些章节内容偏浅。因为随着科学技术和现代工业的进步，在专业建设和发展中，已经很难分清“纯工科”和“纯理科”的界限，各校在学科和专业建设上，为适应社会的需要，使学生具有更广泛、更扎实的基础，在教学内容上往往采取“工中有理，理中有工”的策略。据此，我们对第2版教材进行了修订，在内容上无论从广度还是深度都有所加强。

自20世纪末，特别是进入21世纪以来，生命科学已进入一个崭新的时代，尤其是人类基因组的破译，使生命科学领域乃至整个科学技术界为之振奋，新的学科、交叉学科以及相关的专业不断涌现。在这种形势下，作为生命科学的基础和前沿的生物化学，其所肩负的任务和发展速度，将是以往所不能比拟的。因此，在本书第三版中不仅涉及生物化学与分子生物学所取得的新成就，而且在本书最后一章专门介绍了生物化学与现代新生物技术和新兴学科的关系，以及相关知识和技术在工业生产领域的应用；这些新学科和技术都将使学生对生物化学的发展趋势有个启蒙式的了解，激发学生的学习兴趣并拓展学生学习的视野，应该说无论对工科或理科所有生物相关专业学生都是大有裨益的。

《生物化学》（第三版）是根据部分使用过第二版教材的师生的意见，以及21世纪生物化学与分子生物学的发展，并参考国内外相关教材或教学参考书而加以修订。修订后主要具有下列特点。

(1) 删除原教材中一些比较陈旧的概念、内容和技术，用生物化学与分子生物学的新概念、新知识和新技术加以取代。

(2) 为适应各高校学科和专业发展的需要，教学内容需做适当调整。从现在的发展趋势来看，很难分清“纯工科”与“纯理科”的界限，各专业学生均要求基础和素质全面提高。因此，第三版中对基础知识的广度和应用性均有所加强，而且尽力做到这些基础知识与现代技术和应用的紧密联系。

(3) 本书最后一章“生物化学与新生物技术”介绍了21世纪以来生命科学新崛起并逐渐发展成熟的一批新兴学科和技术，包括“基因组学”、“蛋白质组学”、“生物芯片技术”和“合成生物学”等，纵观这些学科和技术所涵盖的内容，无不与生物化学紧密相关，而且生物化学的发展要取得大的突破也依赖于这些新兴学科和技术的支持。这部分内容深入浅出地介绍这些新学科和技术的涵义、技术以及生物化学与它们的关系，以开阔学生的眼界、活跃学生的思维（根据不同专业的基本要求，有的学校或有些专业本章可不讲，但作为学生的参考是很有好处的），以便学生从中领悟在新形势下生物化学所肩负的任务和发展趋势。

本书在整本书的结构、书写方式等方面没做大的改动，以适应已习惯于使用本教材的师生。在内容取舍、文字表达以及真正体现科学性、思想性、先进性、启发性和适用性方面尚有不足之处，恳请读者指正。

本书由张洪渊、万海清主编并负责全书统稿；万海清编写第一、二、十五章；刘文彬编写第三、四、五、六、八章；李永红编写第十一、十二、十三、十四章；姚舜编写第七、九、十章。对帮助和支持本书编写的有关领导及广大师生表示诚恳的感谢！

张洪渊 万海清  
2014年5月于四川大学

# 目 录

## 第一章 绪论

第一节 概述	1
一、生物化学的涵义	1
二、生物化学的研究内容	1
第二节 生物化学与其他生命科学的关系	2
一、生物化学是分子水平的生物学	2
二、生物化学是现代生物学科的基础和 前沿	2
第三节 生物化学与工农医	3
一、生物化学与工业	3

## 第二章 糖化学

第一节 概述	6
一、引言	6
二、糖的基本情况	6
三、糖类的生物学功能	8
第二节 单糖的结构和性质	9
一、单糖的结构和立体化学	9
二、单糖衍生物	13
三、单糖的化学性质	16
第三节 寡糖的结构和性质	19

## 第三章 脂类和生物膜化学

第一节 概述	32
一、脂质的概念	32
二、脂质的分类	32
三、脂类的生理功能	32
第二节 油脂的结构和性质	33
一、油脂的结构	33
二、油脂的性质	34
第三节 磷脂和固醇类	36
一、磷脂	36
二、固醇类	39
第四节 脂类的工业应用及生产	41

## 第四章 蛋白质化学

第一节 概述	48
一、蛋白质的概念	48
二、蛋白质的分类	48

二、生物化学与医学	3
三、生物化学与农业	3
第四节 21世纪的生物化学发展趋势	4
一、大分子结构与功能的关系	4
二、生物膜的结构与功能	4
三、机体自身调控的分子机理	5
四、生化技术的创新与发明	5
五、生物化学与现代新生物技术	5
习题	5

## 糖化学

一、寡糖的结构	19
二、寡糖的性质	22
三、环糊精	22
第四节 多糖的结构和性质	23
一、同聚多糖	23
二、杂聚多糖	27
三、复合糖类	29
习题	31

一、制取脂肪酸	41
二、功能性油脂	42
三、单细胞油脂	42
四、磷脂在皮革工业中的应用	42
第五节 生物膜	43
一、生物膜的组成及结构模型	43
二、生物膜的特性	44
三、生物膜的功能	45
四、膜生物工程	46
习题	47

三、蛋白质的生物学功能	49
四、蛋白质的实际应用	50
第二节 蛋白质的基本单位——氨基酸	51

一、蛋白质的水解——产生氨基酸的基本手段	51
二、氨基酸的结构特征	52
三、氨基酸的分类	54
四、氨基酸的性质	56
五、氨基酸的应用与工业生产	62
第三节 肽	64
一、肽的概念	64
二、生物活性肽	65
三、多肽	67
第四节 蛋白质的分子结构	68
一、蛋白质的共价结构	68
二、蛋白质的空间结构	72
三、蛋白质结构与功能的统一性	77
第五节 蛋白质的性质	79

一、蛋白质分子的大小	79
二、两性解离和等电点	80
三、胶体性质	81
四、沉淀作用	81
五、变性作用	81
六、颜色反应	82
七、蛋白质改性与工业应用	82
第六节 蛋白质和氨基酸的分离纯化与测定	84
一、分离纯化的一般原则及基本步骤	84
二、分离纯化的基本方法	84
三、氨基酸的分离	88
四、蛋白质及氨基酸的分析测定	90
习题	93

## 第五章 核酸化学

第一节 概述	95
一、染色体、基因和核酸	95
二、核酸的化学组成	95
第二节 核酸的结构	98
一、核酸的一级结构	98
二、核酸的高级结构	100
第三节 核酸的性质	103
一、核酸的溶解性	103
二、核酸的解离	103
三、紫外线吸收	104
四、变性与复性	104
第四节 核酸的生物功能	105
一、DNA 的复制与生物遗传信息的储存	105

## 核酸化学

二、RNA 是生物遗传信息表达的媒体	105
三、生物遗传变异的化学本质——DNA 结构变化	107
第五节 核酸的研究方法	107
一、核酸的制备	107
二、核酸的含量与纯度测定	107
三、核酸的分子杂交技术	109
四、PCR 技术	110
五、核酸碱基顺序的测定	111
第六节 核苷酸的应用与工业生产	113
一、核苷酸的应用	113
二、核苷酸的工业生产	113
习题	114

## 第六章 酶化学

第一节 概述	116
一、酶的概念	116
二、酶的催化特性	117
三、酶的组成及分类	119
第二节 酶的结构与功能的关系	121
一、酶的一级结构与催化功能的关系	121
二、酶的活性与其高级结构的关系	122
第三节 酶催化反应的机制	125
一、酶促反应的本质	125
二、酶反应机制	126
第四节 酶促反应动力学	128
一、酶促反应的基本动力学	128
二、酶浓度对酶反应速率的影响	133

三、温度对酶反应速率的影响	133
四、pH 值对酶反应速率的影响	134
五、激活剂对酶反应速率的影响	134
六、抑制剂对酶反应速率的影响	135
第五节 酶的制备	140
一、酶的制备及纯化	140
二、酶活性的测定	143
第六节 酶的多样性	144
一、核酶	145
二、调节酶	146
三、多功能酶	147
四、人工酶	147
第七节 酶在工业上的应用及酶工程	148

一、酶在食品工业中的应用	148
二、酶在化工、轻工方面的应用	149
三、酶在医药工业中的应用	151

四、固定化酶	153
五、酶工程	154
习题	154

## 第七章 维生素、水和矿物质平衡

第一节 概述	156
一、基本营养要素	156
二、维生素的含义及其生理功能	157
三、维生素的命名及分类	158
第二节 水溶性维生素与辅酶	159
一、维生素 B <sub>1</sub> 与 TPP	159
二、维生素 B <sub>2</sub> 和黄素辅酶	160
三、维生素 B <sub>3</sub> 和辅酶 I、辅酶 II	161
四、维生素 B <sub>4</sub>	162
五、维生素 B <sub>5</sub> 和辅酶 A	162
六、维生素 B <sub>6</sub> 与磷酸吡哆素	163
七、维生素 B <sub>7</sub>	163
八、维生素 B <sub>9</sub> (叶酸)和叶酸辅酶	164

九、维生素 B <sub>12</sub> 和辅酶 B <sub>12</sub>	165
十、维生素 C	165
第三节 脂溶性维生素	166
一、维生素 A	166
二、维生素 D	167
三、维生素 E	168
四、维生素 K	169
五、硫辛酸	169
第四节 体液平衡	170
一、水平衡	170
二、矿质平衡	172
习题	173

## 第八章 能量代谢与生物能的利用

第一节 概述	174
一、生物氧化的方式和特点	174
二、参与生物氧化的酶类	175
三、同化作用与异化作用	177
第二节 线粒体氧化体系	177
一、线粒体的膜相结构	178
二、呼吸链	178
第三节 能量代谢中生物能的产生、转移和储存	181
一、氧化还原与自由能变化	181
二、高能磷酸键的生成机制	183
三、线粒体外的氧化磷酸化	186

四、氧化磷酸化的解偶联作用和抑制作用	188
第四节 生物能的利用	188
一、ATP 是生物体系中自由能的通用货币	188
二、体内能量代谢的调节	190
三、ATP 和磷酸肌酸的应用	190
第五节 高能化合物的制备技术	191
一、ATP 的制备技术	191
二、磷酸肌酸的制备技术	192
习题	193

## 第九章 糖代谢

第一节 概述	195
一、多糖及寡糖的降解	195
二、糖的吸收与转运	196
三、糖的中间代谢——糖在细胞内的分解与合成	197
第二节 糖的分解代谢	197
一、糖的分解代谢类型	197
二、糖酵解途径	198
三、三羧酸循环	201
四、己糖磷酸途径	206

第三节 糖的合成代谢	209
一、光合作用	209
二、糖原合成	210
第四节 糖代谢在工业上的应用	213
一、酒精发酵	213
二、甘油发酵	213
三、丙酮-丁醇发酵	214
四、有机酸发酵	215
习题	216

## 第十章 脂代谢

第一节 概述 .....	218	一、磷脂代谢 .....	227
一、脂肪的降解 .....	218	二、胆固醇代谢 .....	228
二、脂肪的吸收与转运 .....	219	三、血浆脂蛋白代谢 .....	230
三、油脂中间代谢概况 .....	220	第四节 脂质代谢在工业上的应用 .....	232
第二节 脂肪的代谢 .....	220	一、在食品工业中的应用 .....	232
一、甘油代谢 .....	220	二、脂肪酸发酵 .....	233
二、脂肪酸的分解代谢 .....	221	三、共轭亚油酸的制备与应用 .....	233
三、脂肪酸的合成代谢 .....	224	四、 $\gamma$ -亚麻酸的制备与应用 .....	235
四、三酰甘油的合成 .....	226	五、石油开采和处理石油污染 .....	236
第三节 磷脂代谢、胆固醇代谢和血浆 脂蛋白代谢 .....	227	习题 .....	236

## 第十一章 核酸代谢

第一节 核酸的降解和核苷酸代谢 .....	237	二、基因转录的过程 .....	250
一、核酸的酶促降解 .....	237	三、基因转录的方式 .....	252
二、核苷酸的分解代谢 .....	237	四、转录产物的加工修饰 .....	252
三、核苷酸的合成代谢 .....	239	五、RNA 的复制合成 .....	254
第二节 DNA 复制与修复 .....	243	第四节 核酸生物合成的抑制剂 .....	255
一、DNA 复制有关的酶 .....	244	一、核苷酸合成抑制剂 .....	255
二、DNA 的复制方式 .....	246	二、与 DNA 模板结合的抑制剂 .....	255
三、DNA 复制过程 .....	247	三、作用于聚合酶的抑制剂 .....	256
第三节 RNA 的生物合成 .....	249	习题 .....	256
一、RNA 聚合酶 .....	249		

## 第十二章 蛋白质代谢

第一节 概述 .....	257	五、个别氨基酸合成代谢的概述 .....	269
一、蛋白质的消化与吸收 .....	257	第三节 蛋白质的生物合成 .....	269
二、蛋白质的营养价值 .....	258	一、遗传密码 .....	270
第二节 氨基酸的代谢 .....	259	二、核糖体 .....	271
一、氨基酸的脱氨作用 .....	259	三、蛋白质合成的分子机制 .....	271
二、氨基酸的脱羧基作用 .....	261	四、抗生素与核酸合成及蛋白质合成 .....	276
三、氨与 $\alpha$ -酮酸的转化 .....	262	习题 .....	276
四、个别氨基酸的分解代谢 .....	265		

## 第十三章 代谢的调节控制

第一节 生物体内的代谢调控模式 .....	278	第三节 诱导与阻遏 .....	289
一、细胞内的调控 .....	278	一、酶的诱导合成 .....	290
二、体液激素的调控 .....	281	二、酶合成的阻遏作用 .....	290
三、神经系统的调控 .....	284	三、诱导与阻遏的机制 .....	291
第二节 反馈调节 .....	285	第四节 代谢调控在工业上的实践意义 .....	296
一、前馈与反馈 .....	285	一、酶活性调节在工业上的应用 .....	296
二、反馈抑制的方式 .....	286	二、酶合成调节在工业上的应用 .....	300
三、反馈调节的机制 .....	288	习题 .....	301

## 第十四章 基因工程与蛋白质工程

第一节 基因工程.....	302	一、蛋白质工程的概念 .....	312
一、目的基因的获得 .....	302	二、蛋白质工程的一般技术 .....	313
二、基因载体 .....	305	三、蛋白质工程的应用 .....	314
三、重组 DNA 的筛选及表达 .....	309	习题 .....	316
第二节 蛋白质工程 .....	312		

## 第十五章 生物化学与新生物技术

第一节 基因组学.....	317	二、蛋白质组研究的技术简介 .....	326
一、基因组和基因组学的概念 .....	317	三、蛋白质组学的应用前景 .....	327
二、基因组图谱.....	317	第四节 生物信息学 .....	328
三、人类基因组研究 .....	319	一、生物信息学的含义 .....	328
第二节 转录组学与生物芯片 .....	319	二、生物信息学的基本研究方法.....	328
一、转录组学的研究状况 .....	320	三、生物信息学的主要研究内容.....	329
二、转录组学的应用 .....	320	第五节 合成生物学 .....	331
三、生物芯片 .....	321	一、合成生物学概念 .....	331
第三节 蛋白质组学 .....	325	二、合成生物学的研究进展 .....	332
一、蛋白质组学的定义和含义 .....	325	三、合成生物学的应用前景 .....	333

## 参考文献

# 第一章 絮 论

## 第一节 概 述

随着科学的发展，学科间在理论知识和技术上相互渗透而产生一些新的学科，称为边缘学科。如生物学与物理学交叉产生生物物理学，生物学与数学交叉产生生物数学（或称理论生物学）。生物化学（Biochemistry）是生物学与化学交叉而产生的一个边缘学科，它是利用化学的理论和方法作为主要手段来研究生物的交叉学科，因此它又称为生命的化学。

### 一、生物化学的涵义

生物化学起源于19世纪的欧洲。由于有机化学和实验生理学的兴起和迅速发展，促使很多科学家开始研究生命有机体的化学组成和与生理功能有关的化学变化。生物化学是将动物化学、农业化学、医学化学和生理化学等方面的研究与生命体化学研究有关的各个领域组合在一起的边缘学科。生物化学的产生和发展源于人类的生产实践，它的发展又有力地推动了生产实践；它在工业上的应用十分广泛，食品工业、发酵工业、抗生素制造工业、制药工业、生物制品工业、化工工业、皮革工业以至石油开采业都与生物化学有密切关系；对生物化学的研究不但为这些工业的生产过程建立科学基础，并为它们的技术革命、技术改造创造条件。

生物化学从不同角度进行研究，又产生许多分支。因研究对象的不同，可分为动物生化、植物生化和微生物生化，如研究对象涉及整个生物界（包括动植物、微生物和人体），则称为普通生物化学。按生物化学应用领域的不同，分为工业生化、农业生化、医学生化、食品生化等。还有按照生命科学研究领域的不同，在分子水平研究的拓展，又出现一些新的分支，如从分子水平探讨机体与免疫的关系，称为免疫生物化学；以生物不同进化阶段的化学特征为研究对象，称为进化生物化学或比较生物化学；以细胞和组织器官分化的分子基础为研究对象，称为分化生物化学等。

更简单地说生物化学就是研究生命现象的化学本质，因此有人也称之为生命的化学。通过生物化学的发展，并与物理学、微生物学、遗传学、细胞学等其他学科的渗透，产生了分子生物学，并成为生物化学研究的主体，生物化学与分子生物学是在分子水平上研究生命奥秘的学科，代表当前生命科学的主流和发展的趋势。

### 二、生物化学的研究内容

生物化学是一门以生物体为对象、研究生命现象的化学本质的科学。它应用物理、化学、生物学的理论和方法去研究生物体内各种物质的化学及其化学变化规律，通过对这些规律的了解，以期认识和阐明生命现象的本质，并将这些知识应用于工、农、医实践。

首先，生物化学要研究构成生物机体各种物质（称为生命物质）的组成、结构、性质及生物学功能。这些物质包括糖、脂、蛋白质、核酸、酶、维生素、激素、抗生素等。这部分内容称为静态生物化学（或有机生物化学）。

其次，生物化学要研究生物体内各种物质的化学变化、与外界进行物质和能量交换的规律，即物质代谢与能量代谢，称为动态生物化学（或代谢生物化学）。

再次，生物化学要研究重要生命物质的结构与功能的关系，以及环境对机体代谢的影响，从分子水平来阐明生命现象的机制和规律，称为功能生物化学（或机能生物化学）。

## 第二节 生物化学与其他生命科学的关系

生物化学既是其他生命学科发展的基础，其本身又是现代生物学中发展最快的一门前沿学科。它的迅猛发展为其他生命学科的研究提供了新的理论和方法，深刻影响了细胞学、微生物学、遗传学和生理学等领域的研究，同时也为应用生物学奠定了重要的理论基础。

### 一、生物化学是分子水平的生物学

从生物学的发展历史看，人们对生物体（生命现象）的认识，是从宏观到微观，从形态结构到生理功能。首先是观察生物体的形态，继而用解剖的方法观察其组织结构，从器官、组织到细胞，从这些不同层次的观察和研究，曾产生了一系列生物学的分支，如分类学、解剖学、组织学、细胞学等。20世纪40年代开始，从对细胞的研究，深入到对组成细胞物质的分子结构进行研究。虽然生物化学的起源可以追溯到一个多世纪以前，但生物化学的真正蓬勃发展，却始于20世纪40年代末，由于当时对构成生物体的基础物质——蛋白质和核酸的分子结构进行了初步探明，而促进了生物化学的迅猛发展。生物化学的成就，又带动和促进了生命科学向分子水平发展，生物学的各分支学科，又衍生出若干分子水平的新学科，如分子分类学、分子遗传学、分子免疫学、分子生理学、分子病理学、分子细胞生物学，终于又独立产生一门崭新的生命学科——分子生物学，从而使人们对生命的本质和生物进化的认识向前迈进了一大步。以遗传学为例，如果分子遗传学从 Avery 对肺炎链球菌的转化实验算起到 20 世纪 90 年代的 50 余年的成就，与经典遗传学从 1865 年 Mendel 发表“植物杂交实验”从而建立了遗传学上的几个基本定律以来的 100 多年所取得成就相比，不知大了多少倍。一个新品种的产生，用经典遗传学的方法选育，需要几年、几十年，而应用现代分子遗传学方法可以在几天、几小时产生一个新品种。可见，生命科学深入到分子水平，使人们无论是对生命的认识，还是在实践上的应用，其深度和广度都是前所未有的。

### 二、生物化学是现代生物学科的基础和前沿

生物化学既是现代各门生物学科的基础，又是其发展的前沿。说它是基础，是因为生物科学发展到分子水平，必须借助于生物化学的理论和方法，来探讨各种生命现象，包括生长、繁殖、遗传、变异、生理、病理、生命起源和进化等，因此它是各学科的共同语言；说它是前沿，是因为各生物学科的进一步发展欲取得较大的进展或突破，在很大程度上有赖于生物化学研究的进展和所取得的成就。事实上，没有生物化学对生物大分子（核酸和蛋白质）结构与功能的阐明，没有遗传密码以及信息传递途径的发现，就没有今天的分子生物学和分子遗传学；没有生物化学对限制性核酸内切酶的发现及纯化，也就没有今天的生物工程。由此可见，生物化学与其他生物学科的关系是非常密切的，在生物学科中占有重要的地位。

主要以生物化学、生物物理学、微生物学和遗传学为基础发展起来的分子生物学，其主要任务是从分子水平阐明生命现象和生物学规律，因此从广义而言，属于生物化学主要研究内容的蛋白质和核酸等生物大分子的结构与功能，也纳入了分子生物学的研究范畴，有时就很难将生物化学与分子生物学分开，二者的关系非常密切。正因为如此，国际生物化学协会（The International Union of Biochemistry）现已改名为国际生物化学与分子生物学协会（The International Union of Biochemistry and Molecular Biology），中国生物化学学会也已更名为中国生物化学与分子生物学学会。

生物化学与分子生物学各有其侧重点，人们习惯于采用狭义的概念，将分子生物学的范畴偏重于核酸（或基因）领域，主要研究基因或核酸的复制、表达和调节控制等过程。

### 第三节 生物化学与工农医

生物化学的发展，不仅在对生命现象及生物进化等理论问题上成就卓著，而且随生物化学技术和设备的进步，在现代医学、工业和农业中起着越来越重要的作用。

#### 一、生物化学与工业

早在 4000 多年前，我国劳动人民就已发明酿酒、制酱、制饴，所用的曲（酵母）又称“媒”，就是最早将“酶”用于实践生产食品。酶作为一种生物催化剂，由于具有专一性强、催化效率高、作用条件温和等特点，已在食品、轻工、化工、医药、环保、能源等领域大规模应用。1969 年，日本的千烟一郎首次在工业上应用固定化氨基酰化酶从 DL-氨基酸生产 L-氨基酸。1973 年，日本在工业上成功地实现固定化大肠杆菌，利用菌体中的天冬氨酸酶，由延胡索酸连续生产 L-天冬氨酸。由于固定化细胞只能用于生产胞外酶及容易分泌到细胞外的产物，20 世纪 80 年代中期又发展起来固定化原生质体技术。1986 年以来，华南理工大学生物工程研究所利用固定化原生质体发酵生产碱性磷酸酶、葡萄糖氧化酶、谷氨酸脱氢酶等的研究相继成功，使固定化酶这一酶工程技术，提高到一个新的台阶。

酶在工业上的应用，将会导致工业上某些领域的革命。根据酶作用条件温和的特点，酶反应所用的设备不严格要求耐温、耐压、耐酸碱等条件，加上酶反应的专一性和高效性，所设计的酶反应器，就较易做到生产的程序化、自动化，得到高产量、高纯度的产品。

生物化学在发酵、食品、酿造、日化、纺织、皮革等行业都获得了广泛的应用。例如皮革的鞣制、脱毛，蚕丝的脱胶，棉布的浆纱都用酶法代替了原有工艺。近代发酵工业、有机溶剂、有机酸、氨基酸、酶制剂等均创造了相当巨大的经济价值。蛋白质（酶）、糖、脂肪、核酸等生命物质的研究成就及应用，已使传统食品、医药工业发生了根本的变化。食品生物化学作为开发食品资源、研究食品工艺、质量管理和储藏技术的理论基础，必将促进满足人的营养需要、适应人的生理特点和感官质量的新型食品生产的大发展。

#### 二、生物化学与医学

将生物化学的理论和方法与临床实践的结合，对疾病的生理生化进行研究，有助于疾病的预防、诊断和治疗。如转氨酶用于肝病诊断、肌酸激酶同工酶用于冠心病诊断、淀粉酶用于胰腺炎诊断等。研究生理功能失调与代谢紊乱的病理生物化学，以酶的活性、激素的作用与代谢途径为中心的生化药理学，与器官移植和疫苗研制有关的免疫生化等，都是生物化学与医学的交叉学科。

在治疗方面，磺胺药物的发现开辟了利用酶抑制剂作为药物的新领域，青霉素的发现开创了抗生素的新时代，再加上各种疫苗的普遍应用，许多严重危害人类健康的疾病得到控制。基因工程和蛋白质工程，可以利用细菌来生产胰岛素、生长素、干扰素等重要药物，利用生物化学的手段可以不断研制具有高效性、长效性的新药，或者改造现有药物的疗效，减少毒副作用。

#### 三、生物化学与农业

农林牧副渔各业都涉及生物化学，如防治植物病虫害使用的各种化学和生物杀虫剂，喂养家畜的发酵饲料等。随着生物化学研究的进一步发展，不仅可望采用基因工程的技术获得新的动、植物良种和实现粮食作物的固氮；而且有可能在掌握了光合作用机理的基础上，使整个农业生产面貌发生根本的改变。

育种是提高农业产量最重要的措施。筛选和培育农作物良种所进行的生化分析，在育种工作中显示出重要作用。杂种优势的利用是作物育种的重要手段，传统方法通过杂交试验选择亲

本，要花费巨大的人力物力。大多数具有明显杂种优势的水稻、小麦和玉米等亲本幼苗匀浆氧化活性都具有显著的互补作用，可作为预测杂种优势的生化指标，从而缩短育种周期。也可利用生物化学技术鉴定各种作物的抗寒性、抗病性、抗旱性、耐盐碱性等遗传性状。例如，水稻种胚膜脂中的不饱和脂肪酸的含量与开花结实期水稻对低温的适应性密切相关，抗寒品种不饱和脂肪酸含量高，非抗寒品种不饱和脂肪酸含量低，可作为抗寒性鉴定的一个生化指标。硝酸还原酶活力可作为鉴定作物耐肥性的指标，用于筛选耐肥性高和产量高的品种。同工酶的变化是作物感染病害后在细胞内部产生的生化症状，棉花感枯萎病和抗枯萎病的不同品种的过氧化物酶同工酶谱具有明显差异，可作为快速筛选指标。利用生物化学研究植物对渗透压的调节，发现植物抗旱能力与脯氨酸有密切关系；利用高等植物在干旱条件下积累脯氨酸及甜菜碱的特性，可用于选育抗旱抗盐品种。

**生物化学可提高农业资源的利用。**地球上的绿色植物，每年经光合作用合成的糖类，只有很少一部分可作为食物使用。利用生物化学方法可将这些糖类分解成人类需要的葡萄糖。纤维素酶能水解纤维素，为酿造业和生物能源行业提供葡萄糖，从而减少粮食消耗。

**畜牧业最大的难题是群体的防病防疫，**由于有新的疫苗不断被研究出来，使得烈性传染病、人畜共患的传染病得到有效控制。但由于病原体的变异，使得疫苗不得不更新。利用生物化学的方法研究出具有单一免疫功能的单克隆抗体，不仅可以用于传染病的检验，还能直接进行被动免疫治疗，为畜牧业的防病免疫和肉食品检验带来极大便利。

## 第四节 21世纪的生物化学发展趋势

20世纪的后半叶，在整个自然科学中，生物学的发展是最为迅速的，尤其是生物化

与分子生物学，其发展更是突飞猛进，使整个生命科学进入分子时代，开创了从分子水平阐明生命活动本质的新纪元。如果说，19世纪中期细胞学说的建立从细胞水平证明了生物界的统一性，那么，在20世纪中期生物化学与分子生物学则在分子水平上揭示了生命世界的基本结构和基础生命活动方面的高度一致性。

进入21世纪以来，许多国家逐步开展大规模的蛋白质工程计划，通过有控制的基因修饰和基因合成，对现有蛋白质加以改造，设计、构建并最终产生出比自然界现有蛋白质性能更加优良、更加符合人类需要的新型蛋白质。生物化学研究最活跃最重要的领域还包括以下几方面。

### 一、大分子结构与功能的关系

生命的基础物质（蛋白质、核酸及糖）基本上是大分子，这些大分子结构与功能的关系，仍然是生物化学的首要任务。蛋白质是生命活动的主要承担者，几乎一切生命活动都要依靠蛋白质来进行。蛋白质分子结构与功能的研究除了要继续阐明由氨基酸形成的一定顺序的肽链结构（称为一级结构）外，还要特别重视肽链折叠成的三维空间结构（高级结构）以及形成空间结构的密码，因为蛋白质的生物功能与它空间结构的关系更为密切。

核酸是遗传信息的携带者和传递者，研究核酸的结构与功能，特别是DNA及基因的结构，包括人体全套基因的结构，将会给整个生命科学、医学、农学带来崭新的面貌。糖类不仅作为能源，而且在细胞识别、免疫、信息接收与传递方面具有重要作用。因此，糖的结构与功能的研究，也将受到重视。

### 二、生物膜的结构与功能

生物膜包括细胞的外周质膜和细胞内的具有各种特定功能的细胞器膜。构成生命活动本质的许多基本问题如物质转运、能量转换、细胞识别、神经传导、免疫、激素和药物的作用等都

离不开生物膜的作用，此外，新陈代谢的调节控制，甚至遗传变异、生长发育、细胞癌变等也与生物膜息息相关。因此，深入了解生物膜的结构和功能不仅对认识生命活动的本质具有重要的理论意义，而且对于工业、农业、医学和国防工业也有重大的应用价值。21世纪对生物膜的结构、功能、人工模拟与人工合成将是重大的生物化学课题之一。

### 三、机体自身调控的分子机理

生物体内的新陈代谢是按高度协调、统一、自动化的方式进行的，一个正常机体其体内各种生命物质既不会缺乏，又不会过多积累，它们间互相制约、彼此协调，这是由机体内一套高度发达、精密的调节控制机制来实现的。生物体内各种物质和能量代谢的调节控制，生物信息的传递及其对代谢的调控作用，遗传信息的传递及其调控，是有机体自身调控研究中的主题，也是任何非生物系统或现代机器所不能比拟的。世界上最先进的计算机与人相比，在计算速度上人脑可能不如电脑，但在信息处理、加工变换上电脑远不如人脑。阐明生物体内新陈代谢调节的分子基础，揭示其自我调节的规律，不仅有助于揭开生命之谜，而且可以借鉴用于工业体系，使其高效率、自动化生产某些产品。目前，生物的反馈调节原理初步用于发酵工业生产抗生素、氨基酸和核苷酸等产品的过程中。随着生物化学在这一领域的深入研究，其在工业上的应用将更大范围、更大规模展现出更美好的前景。

### 四、生化技术的创新与发明

随着生命科学在分子水平研究的深入，不仅要求生物化学在理论上有所突破，而且要求生物化学技术要不断创新，才能真正使生物化学发挥基础和前沿的作用。现在生命科学的某些重要领域其发展受到技术的限制，例如基因工程，受到产品分离纯化技术的限制。有的基因工程技术实现了基因筛选、分离、转移，并得以表达，但其产品得不到理想的分离纯化，因此并未达到目的。可见，在这些领域的首要任务，就是要求生物化学在产品的分离纯化技术上有新的突破。生物化学应在蛋白质等物质的分离纯化、微量及超微量生命物质的检测与分析、酶功能基团的修饰、酶的新型抑制剂的筛选、酶的分子改造与模拟酶、生物膜的分离与人工膜制造等技术有较大的发展，才能适应科学发展的需要，促进生物化学理论和技术在工农业上的应用。

### 五、生物化学与现代新生物技术

随着人类基因组计划的实施和完成，带动和促进了一批新的生物科学的分支学科的诞生和发展，诸如基因细胞学及后基因组学、蛋白质组学、生物信息学和生物芯片技术等。生物化学不仅与这些新的领域紧密相关，并在其中大显身手，而且反过来这些新学科的发展必将大大促进生物化学新的革命，一定会以前所未有的速度迅猛发展和进步，为生命科学谱写新的篇章。通过有控制的基因修饰和基因合成，对现有蛋白质加以改造，设计、构建并最终产生出性能比自然界现有的蛋白质更加优良、更加符合人类需要的新型蛋白质。

## 习题

1. 什么叫生物化学？其研究的内容和目的有哪些？
2. 生物化学在生命科学中的地位如何？
3. 21世纪生物化学的发展趋势怎样？

# 第二章 糖 化 学

## 第一节 概 述

### 一、引言

糖类 (saccharides) 是广泛分布于自然界的一大类有机化合物。日常食用的蔗糖、粮食中的淀粉、植物体中的纤维素、人体血液中的葡萄糖等均属糖类，几乎所有的动物、植物、微生物体内都含有糖类物质。植物体 85%~90% 的干重是糖，其中最重要的糖是淀粉和纤维素，动物细胞中最重要的糖类是糖原。糖类成分常见的分布如绿色植物的皮、杆等多糖 (纤维素)，粮食及块根、块茎中的糖 (淀粉)，动物体内的储藏多糖 (糖原)，昆虫、蟹、虾等外骨骼糖 (几丁质)，食用菌中的糖 (香菇多糖、茯苓多糖、灵芝多糖、昆布多糖等)，细菌/酵母的细胞壁糖，结缔组织中的糖 (肝素、透明质酸、硫酸软骨素、硫酸皮肤素等)，核酸的糖，脂多糖 (糖脂)，糖蛋白 (蛋白聚糖) 中的糖，细胞膜及其他细胞结构中的糖以及血型糖等。糖类与蛋白质、脂类共同构成生命活动必需的能源物质，是一切生命体维持生命活动所需能量的主要来源，同时还是生物体内重要的结构物质、活性物质以及细胞识别和信息传递的重要参与者。

从化学结构上看，糖类物质是一类多元醇的醛衍生物或酮衍生物，包括了多羟基醛、多羟基酮以及它们的缩聚物和衍生物。如常见的葡萄糖和果糖分别是多羟基醛和多羟基酮。从组成元素上来看，糖类物质由碳、氢、氧三种元素组成，多数糖类所含碳及氢氧元素的通式为  $C_n(H_2O)_m$ ，故过去常将糖类物质称为“碳水化合物” (carbohydrate)。但这种叫法并不准确，有些物质中的碳、氢、氧之比符合上述通式，然而从其理化性质看，却并不属于糖类，例如甲醛 ( $CH_2O$ )、醋酸 [ $C_2(H_2O)_2$ ]、乳酸 [ $C_3(H_2O)_3$ ] 等；而有些糖类物质的碳、氢、氧之比不符合上述通式，如鼠李糖 ( $C_6H_{12}O_5$ )、脱氧核糖 ( $C_5H_{10}O_4$ ) 等。因此将糖定义为多羟基醛或多羟基酮更为准确和科学。

近三十年，科学家发现糖类化合物在生物化学中占有特殊的重要位置，细胞的通讯和识别、分化、摄取、变异与转化、细胞调节等都直接依赖糖的复合物，诸多新技术新方法的运用推动了糖类的研究迅速发展，开拓了糖类化学的新局面。本章将介绍糖化学的相关知识及其在生命科学、药物研究等领域中的地位和广泛用途。

### 二、糖的基本情况

#### 1. 分类——糖分为单糖、寡糖、多糖三类

根据糖类物质聚合度的不同，可以将糖分为单糖、寡糖和多糖三大类。多糖按照化学组成来划分又可分为同聚多糖和杂多糖；糖和非糖物质以共价键结合还可形成复合糖。按其是否具有还原性可以分为还原糖及非还原糖。

(1) 单糖 (monosaccharides) 系简单的多羟基醛或酮的化合物，它是构成糖分子的基本单位，自身不能被水解成更简单的糖类物质。绝大多数天然存在的单糖碳原子数目为 5~7 个，最简单的单糖是甘油醛和二羟基丙酮，重要的单糖有核糖 (ribose)、脱氧核糖 (deoxyribose)、葡萄糖 (glucose)、果糖 (fructose) 和半乳糖 (galactose) 等。单糖类多为结晶性，有甜味，易溶于水，可溶于稀醇，难溶于高浓度乙醇，不溶于极性小的有机溶剂，具有还原性。

(2) 寡糖或称低聚糖 (oligosaccharides) 是由 2~10 个单糖分子缩合而成，因而寡糖完全

水解后可以得到几分子的单糖。最常见的寡糖为二糖，它可以看作两个单糖分子缩合失水形成的糖，蔗糖（sucrose）、麦芽糖（maltose）和乳糖（lactose）等均为二糖。此外，还有三糖、四糖等，如棉子糖（raffinose）和龙胆三糖（gentianose）均是由三个单糖分子缩合失水而成的三糖。低聚糖具有与单糖类似的性质：结晶性，有甜味，易溶于水，难溶或不溶于有机溶剂。有的具有还原性，如麦芽糖、乳糖、甘露三糖等；有的无还原性，如蔗糖、龙胆三糖等。

(3) 多糖或称高聚糖 (polysaccharides) 是由 10 个以上单糖分子缩合而成的，形成多个单糖分子组成的长链。大多为无定形化合物，分子量较大，无甜味，难溶于水，有的与水加热可形成糊状或胶体溶液，不溶于有机溶剂。大多数多糖在一端携带还原单糖残基，因此是还原多糖，但一些多糖在两端有非还原残基。若构成多糖的单糖分子都相同就称为同聚多糖或均一多糖 (homopolysaccharide)，如淀粉 (starch)、糖原 (glycogen)、纤维素 (cellulose) 等；而由不同种类单糖缩合而成的多糖称为杂多糖 (heteroglycan) 或不均一多糖 (heteropolysaccharide)，如黏多糖 (mucopolysaccharides) 等。

(4) 复合糖 (或称结合糖、糖缀合物，glycoconjugates) 如糖与蛋白质相结合，可分为糖蛋白及蛋白聚糖两大类，其中以蛋白质为主的称糖蛋白，如血液中的大部分蛋白质，卵清蛋白含糖基 1%；以糖为主的称蛋白聚糖，它是动物结缔组织的重要成分，黏蛋白含糖基高达 80%。此外肽聚糖则含有与肽链共价结合的多糖链。糖类和脂质相结合的复合糖如脂多糖，它存在于细菌的外膜，成分以多糖为主；另外糖脂的组成则以脂质为主，大多和细胞的膜连在一起。

(5) 糖的常见衍生物 包括糖醇、糖酸、糖胺、糖苷等。

## 2. 命名——糖的命名方法

单糖的通俗名称常与它的来源有关，例如葡萄糖曾是从葡萄中提取出来的，果糖在水果中含量较高，故由此得名。另外可根据单糖分子中含有的碳原子数，分别称为丙糖 (triose)、丁糖 (tetrose)、戊糖 (pentose)、己糖 (hexose) 等，如上面提到的核糖、脱氧核糖均含 5 个碳原子，故称为戊糖，而葡萄糖、果糖、半乳糖则是含 6 个碳原子的己糖。为了区别同碳数的糖，又可以根据糖分子中的羰基位置不同，分为醛糖 (aldose) 和酮糖 (ketose)，例如葡萄糖和果糖虽然都是己糖，但前者羰基位于分子末端，相当于醛的衍生物，把它称为己醛糖；后者的羰基位于 C2 位，相当于酮的衍生物，故将其称为己酮糖。

寡糖的命名除了依其所含碳原子数分别称为二糖、三糖、四糖等，一般采用的是沿用已久的习惯名称，如蔗糖、乳糖等。蔗糖最初提炼于甘蔗，乳糖则是从哺乳动物乳汁中发现的一种特有的双糖。

多糖命名遵循的总原则是已确定的有机化合物和碳水化合物命名法。对于缩写的命名，或参考低聚糖链缩写术语。一般采用的也是沿用已久的，以其来源、性状或者用途来命名的习惯名称，如淀粉、纤维素和果胶。

## 3. 检识——糖的快速定性分析

(1) Molisch 试验 取浓度 1%~2% 的糖类成分水溶液 1mL 置于小试管中，加数滴  $\alpha$ -萘酚试剂，摇匀沿管壁缓缓滴加浓硫酸 1mL，两液面交界处出现红紫色环。此反应为单糖、低聚糖、多聚糖及糖的衍生物 (如苷类) 的共同反应。

(2) Fehling 试验 取糖类成分水溶液 2mL，加 Fehling 试剂 (碱性酒石酸铜试剂，甲、乙两液，临用时等量混合均匀) 2mL，于沸水浴中加热数分钟，如产生红色氧化亚铜沉淀则提示有还原糖存在。非还原性低聚糖与多糖须加酸水解后才显阳性反应。

## 4. 甜度——糖的味觉特性

常见单糖及寡糖都有甜味，但甜度各不相同，如果把蔗糖的甜度定为 1 进行比较，21 种糖类成分的相对甜度比较结果如表 2-1 所示。

表 2-1 糖类成分的相对甜度

糖类	相对甜度	糖类	相对甜度	糖类	相对甜度
蔗糖	1.0	麦芽糖醇	0.7~0.9	果葡糖浆(42%)	0.9~1.0
果糖	1.2~1.7	山梨糖醇	0.5~0.7	果葡糖浆(55%)	1.0~1.1
葡萄糖	0.7~0.8	半乳糖醇	0.6	果葡糖浆(90%)	1.2~1.6
麦芽糖	0.4~0.5	甘露糖醇	0.7	淀粉糖浆(30DE)	0.3~0.35
甘露糖	0.6	木糖醇	0.9~1.2	淀粉糖浆(42DE)	0.45~0.5
半乳糖	0.5	棉子糖	0.23	淀粉糖浆(54DE)	0.5~0.55
乳糖	0.2~0.4	转化糖	1.0	淀粉糖浆(62DE)	0.6~0.7

注：由蔗糖水解生成的葡萄糖与果糖的混合物称为转化糖。

### 三、糖类的生物学功能

#### 1. 能量物质——淀粉和糖原是重要的体内能源

糖类氧化过程产热快，供能及时，每克糖类能提供 16.7kJ (4.0 kcal) 的能量。植物体内重要的储存多糖是淀粉，在种子萌发或生长发育时，植物细胞将它所储藏的淀粉降解为小分子糖类物质以提供能量。糖原是储存于动物体中的重要能源物质，有动物淀粉之称。动物的肝脏和肌肉中糖原含量最高，分别满足机体不同的能量需要。人体脑神经及神经组织靠血液中的葡萄糖供给能量，如果血糖过低，可导致昏迷、休克和死亡。图 2-1 为显微镜观察下的植物淀粉及动物糖原颗粒。

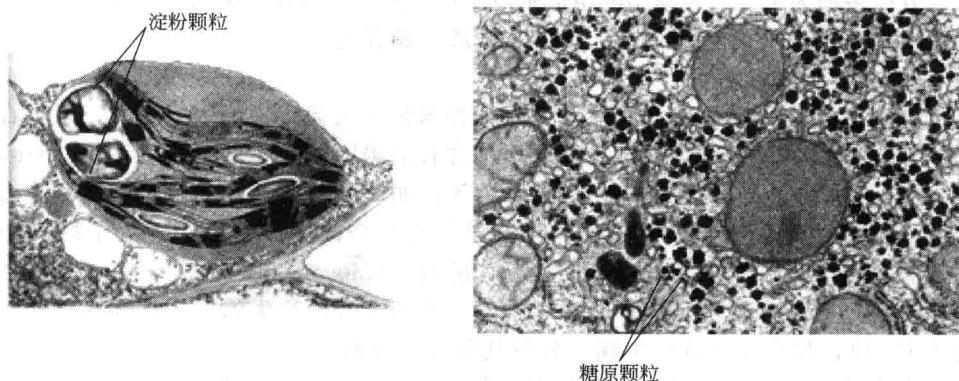


图 2-1 植物淀粉及动物糖原颗粒显微照片

#### 2. 碳源物质——有机体碳骨架组成

构成生物有机体中的各种有机物质的碳架都是直接或间接地由糖类物质转化而来的，所以糖还是生物体合成其他化合物的基本原料。比如糖类代谢的中间产物可为氨基酸、核苷酸、脂肪酸、类固醇的合成提供碳原子或碳骨架。

#### 3. 结构组分——纤维素和细菌多糖是细胞壁组分

有些糖类物质在生物体内充当结构性物质，如植物细胞壁的主要成分就是纤维素和半纤维素。纤维素分子聚集成束，形成长的微原纤维，为植物细胞壁提供了一定的抗张强度。构成细菌细胞壁的主要成分是一类特殊多糖，称为细菌多糖，其组成成分较复杂，且因细菌类型的不同而有所差异。还有些多糖作为动物细胞外的间质中的构造分子。

#### 4. 其他重要生物功能——复合糖类和寡糖具有重要生物功能

人体所有的神经组织和细胞中都含有糖类，作为控制和代替遗传物质的基础，脱氧核糖核酸和核糖核酸都含有核糖。某些复合糖类参与细胞与细胞的识别（分子识别），病毒的吸附及抗原抗体的反应。人类的 ABO 血型是由所谓的血型物质决定的，这类血型物质实际上是一种糖蛋白，即蛋白质分子与寡糖链共价相连构成的复合多糖，寡糖链的末端糖组分主要有岩藻糖