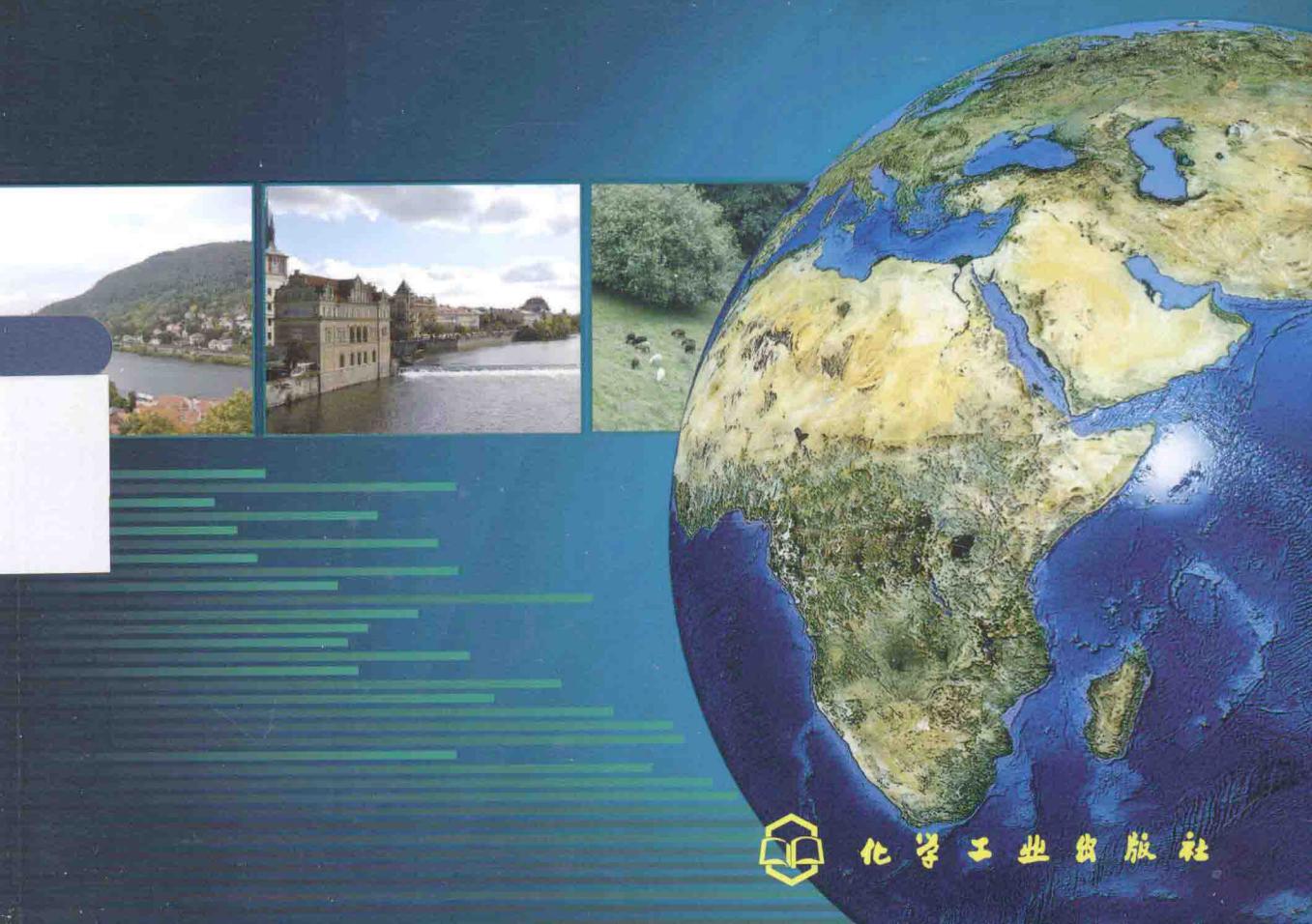


能源生物化学

肖鹏飞 刘瑞娜 李永峰 主编
郑国香 主审



化学工业出版社

能源生物化学

肖鹏飞 刘瑞娜 李永峰 主编
郑国香 主审



化学工业出版社

· 北京 ·

本书以现代生物化学基础知识为主体内容，强调生物化学原理在各个领域，尤其是在能源生产工程上的实际应用。全书内容共分四篇。第一篇为能源静态生物化学部分，主要介绍各生物大分子的结构、功能及其理化性质。第二篇为能源动态生物化学部分，主要介绍各生物大分子的代谢及其相互转化规律。第三篇为能源的生物化学代谢部分，主要介绍了能源生产的代谢途径及技术方法。第四篇为能源生物化学的实验，此十个实验为理论知识的实际操作部分。每章后附有习题，便于复习掌握所学知识要点。本书适合能源工程、环境科学与工程、生物能源、农业工程、化学工程、制药工程、发酵工程和食品工程等专业读者和科研技术人员阅读参考，也可供相关专业工程类学生作为教材使用。



图书在版编目 (CIP) 数据

能源生物化学 / 肖鹏飞, 刘瑞娜, 李永峰主编. —北京: 化学工业出版社, 2013. 10
ISBN 978-7-122-18263-0

I . ①能… II . ①肖… ②刘… ③李… III . ①生物化
学-应用-能源工业 IV . ①TK01②Q5

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2013) 第 200159 号

责任编辑: 满悦芝

装帧设计: 尹琳琳

责任校对: 吴 静

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: 三河市延风印装厂

787mm×1092mm 1/16 印张 21 1/2 字数 564 千字 2014 年 7 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: 56.00 元

版权所有 违者必究

前　　言

生物化学是一门交叉学科，是研究生命物质的化学组成、结构及生命活动过程中各种化学变化的基础生命科学。它是生命科学中最古老的学科之一，最初是在 19 世纪末，从生理化学中分离而来。之后，在医学、农业、某些工业和国防部门的生产实践的推动下逐渐发展起来，如今已成为生物科学、生物技术、食品科学与工程、生物工程、制药工程、化学工程、环境科学等众多专业的最重要的基础理论。

能源是维持人类生存的物质基础，也是促进人类物质文明发展的动力之源。当前，资源紧张、生态恶化加剧、环境破坏严重。开发生物质能等可再生能源及化石能源清洁利用技术，对于缓解当前的能源供给压力、发展循环经济等具有十分重要的意义。

根据生物化学的基础知识，将先进的生物化学技术应用到生物质能源的开发利用中，将会有对能源产量的提高、质量的改善、效率的提升有很大的影响。本书顺应时代发展的需要，从生物化学的基本理论出发，分析清洁高效的生物质能源生产过程中所涉及的生化知识以及生化方法和途径。

本书适合包括环境科学与工程、能源工程、生物能源、农业工程、建筑工程、制药工程、发酵工程和食品工程专业人士阅读，也可作为相关专业本科生、研究生的教材。我们在编写过程中十分重视保持本学科自身的完整性与系统性，使读者掌握生物化学的基本原理、基本理论和基本研究方法，同时力求做到理论与应用结合，原理与技术融汇，开拓读者思路，扩大知识面。

本书由东北林业大学、东北农业大学、上海工程技术大学和琼州学院的专家们撰写。全书共分 17 章。第 1 章～第 6 章和第 11 章～第 13 章由李永峰编写，第 7 章～第 10 章由刘瑞娜编写，第 14 章和第 15 章由肖鹏飞编写，第 16 章由梁乾伟编写，第 17 章由林尤伟、张洪、李巧燕编写，实验部分由林尤伟、谢敬怡、丁睿编写。全书由肖鹏飞、刘瑞娜、李永峰任主编，郑国香博士主审。

本书融汇“上海市科委重点科技攻关项目（No. 071605122）”、“上海市教委重点课程建设项目（s2007010004）”、“上海市教委重点科研项目（07ZZ156）”和国家“863”项目（No. 2006AA05Z109）、国家“973”项目（No. 2007CB512608）的技术成果并得到上述资金的支持，特此感谢！

由于编者水平有限，书中不妥之处在所难免，敬请同行和读者批评、指正。

使用本书的学校可免费获得电子课件，如有需要，可与李永峰教授联系（mr_lyf@163.com）。

编者

2014 年 3 月

目 录

第一篇 能源静态生物化学基础

第 1 章 绪论	1	3.1 概述	32
1.1 生物化学的含义	1	3.1.1 核酸的研究历史	32
1.2 生物化学的研究内容	1	3.1.2 核酸的化学组成	33
1.3 生物化学与其他生命科学的关系	2	3.2 核酸的结构与功能	37
1.4 生物化学与能源	3	3.2.1 DNA 的结构与功能	37
第 2 章 蛋白质化学	4	3.2.2 RNA 的结构与功能	39
2.1 概述	4	3.3 核酸的性质及纯度测定	42
2.1.1 蛋白质的概念	4	3.3.1 核酸的溶解性	42
2.1.2 蛋白质的分类	4	3.3.2 核酸的解离	42
2.1.3 蛋白质的生物学功能	6	3.3.3 核酸的紫外吸收	42
2.2 蛋白质的基本单位——氨基酸	7	3.3.4 变性与复性	43
2.2.1 氨基酸的结构通式	8	3.3.5 核酸的含量与纯度测定	44
2.2.2 氨基酸的分类	8	3.3.6 核酸碱基序列的测定	45
2.2.3 氨基酸的性质	10	3.4 核酸化学中的几种重要技术	46
2.3 肽	14	3.4.1 核酸的分子杂交技术	46
2.3.1 肽的概念	14	3.4.2 PCR 技术	46
2.3.2 生物活性肽	14	3.4.3 基因定点突变技术	47
2.4 蛋白质的分子结构	17	3.4.4 定向分子进化	48
2.4.1 蛋白质的一级结构	17	习题	48
2.4.2 蛋白质的空间结构	17	参考文献	48
2.4.3 蛋白质结构与功能的关系	20	推荐书目	49
2.5 蛋白质的性质	21	第 4 章 糖类的化学	50
2.5.1 蛋白质分子的大小	21	4.1 概述	50
2.5.2 两性解离和等电点	21	4.1.1 糖的定义与元素组成	50
2.5.3 胶体性质	21	4.1.2 糖的分类与命名	50
2.5.4 沉淀作用	21	4.1.3 糖类的生物学功能	51
2.5.5 变性作用	21	4.2 单糖的结构和性质	51
2.5.6 颜色反应	22	4.2.1 单糖的旋光性与开链结构	51
2.6 蛋白质及氨基酸的分离纯化与测定	23	4.2.2 单糖的环状结构	52
2.6.1 分离纯化的一般原则及基本步骤	23	4.2.3 单糖及其衍生物	53
2.6.2 分离纯化的基本方法	24	4.2.4 单糖的性质	57
2.6.3 氨基酸的分离	26	4.3 寡糖的结构和性质	61
2.6.4 蛋白质及氨基酸的分析测定	27	4.3.1 双糖的结构和性质	61
习题	30	4.3.2 三糖的结构和性质	62
参考文献	30	4.4 多糖的结构和性质	62
推荐书目	31	4.4.1 同聚多糖	62
第 3 章 核酸化学	32	4.4.2 杂聚多糖	64
		4.5 复合糖类	66

习题	68	6.4.5 激活剂对酶反应速率的影响	92
参考文献	68	6.4.6 抑制剂对酶反应速率的影响	92
推荐书目	68	6.5 酶的制备	94
第5章 脂类和生物膜化学	69	6.5.1 酶的制备及纯化	94
5.1 概述	69	6.5.2 酶活性的测定	94
5.1.1 脂质的概念	69	6.6 酶在工业上的应用及酶工程	95
5.1.2 脂质的分类	69	6.6.1 酶在食品工业中的应用	95
5.1.3 脂类的生理功能	70	6.6.2 酶在医药工业中的应用	95
5.2 油脂的结构和性质	70	6.6.3 酶在科研中的应用	96
5.2.1 油脂的结构	70	6.6.4 酶工程	96
5.2.2 油脂的性质	71	习题	97
5.3 磷脂和固醇类	73	参考文献	97
5.3.1 磷脂	73	推荐书目	97
5.3.2 固醇类	76	第7章 维生素和辅酶	98
5.4 生物膜	78	7.1 概述	98
5.4.1 生物膜的组成及结构模型	78	7.1.1 维生素的含义及其生理功能	98
5.4.2 生物膜的特性	79	7.1.2 维生素的分类	98
5.4.3 生物膜的功能	80	7.2 水溶性维生素与辅酶	98
5.4.4 膜生物工程	80	7.2.1 维生素 B ₁ 与焦磷酸硫胺素 (TPP)	98
习题	81	7.2.2 维生素 B ₂ 与黄素辅酶	99
参考文献	81	7.2.3 维生素 PP 与辅酶 I 、辅酶 II	101
推荐书目	81	7.2.4 泛酸与辅酶 A	102
第6章 酶化学	82	7.2.5 维生素 B ₆ 与磷酸吡哆素	103
6.1 概述	82	7.2.6 生物素	104
6.1.1 酶的概念	82	7.2.7 叶酸与叶酸辅酶	104
6.1.2 酶的催化特性	82	7.2.8 维生素 B ₁₂ 与辅酶 B ₁₂	106
6.1.3 酶的组成及分类	83	7.2.9 维生素 C	107
6.2 酶的结构与功能的关系	85	7.3 脂溶性维生素	107
6.2.1 活性部位和必需基团	85	7.3.1 维生素 A	107
6.2.2 酶原的激活	86	7.3.2 维生素 D	108
6.2.3 同工酶	87	7.3.3 维生素 E	109
6.3 酶催化反应的机制	88	7.3.4 维生素 K	110
6.4 酶促反应动力学	89	习题	111
6.4.1 底物浓度对酶反应速率的影响	89	参考文献	111
6.4.2 酶浓度对酶反应速率的影响	91	推荐书目	111
6.4.3 温度对酶反应速率的影响	91		
6.4.4 pH 值对酶反应速率的影响	92		

第二篇 能源动态生物化学基础

第8章 新陈代谢总论与生物氧化	112	8.2 生物氧化	117
8.1 新陈代谢总论	112	8.2.1 生物氧化的概念和特点	117
8.1.1 新陈代谢的概念	112	8.2.2 生物氧化中二氧化碳的生成	118
8.1.2 新陈代谢的研究方法	114	8.2.3 生物氧化中水的生成	119
8.1.3 生物体内的能量代谢的基本规律	115	8.2.4 氧化磷酸化作用	124
8.1.4 高能化合物与 ATP	115	习题	127

参考文献	127	11.1.2 核苷酸的分解代谢	173
推荐书目	127	11.1.3 核苷酸的合成代谢	174
第 9 章 糖代谢	128	11.2 DNA 复制与修复	177
9.1 概述	128	11.2.1 DNA 复制有关的酶	177
9.1.1 多糖及寡糖的降解	128	11.2.2 DNA 的复制方式	179
9.1.2 糖的吸收与转运	130	11.2.3 DNA 复制过程	180
9.2 糖的分解代谢	131	11.2.4 DNA 突变与遗传病	182
9.2.1 酶解途径 (EMP)——糖的无氧 分解	131	11.2.5 DNA 损伤与修复	185
9.2.2 三羧酸循环 (TCA)——糖的需 氧分解	136	11.3 RNA 的生物合成	188
9.2.3 磷酸己糖途径 (HMP)——糖需 氧分解的代谢旁路	143	11.3.1 RNA 聚合酶	188
9.3 糖的合成代谢	145	11.3.2 基因转录的过程	189
9.3.1 糖异生作用	145	11.3.3 基因转录的方式	192
9.3.2 糖原合成	146	11.3.4 转录产物的加工修饰	192
9.4 糖代谢在工业上的应用	148	11.3.5 RNA 的复制合成	195
9.4.1 酒精发酵	148	习题	196
9.4.2 甘油发酵	149	参考文献	196
9.4.3 丙酮丁醇发酵	149	推荐书目	196
9.4.4 有机酸发酵	149	第 12 章 蛋白质代谢	197
习题	151	12.1 概述	197
参考文献	151	12.1.1 蛋白质的消化与吸收	197
推荐书目	151	12.1.2 蛋白质的营养价值	198
第 10 章 脂类代谢	152	12.2 氨基酸的代谢	199
10.1 概述	152	12.2.1 氨基酸的脱氨基作用	199
10.1.1 脂肪的降解	152	12.2.2 氨基酸的脱羧基作用	201
10.1.2 脂肪的吸收与转运	153	12.2.3 氨与 α -酮酸的转化	202
10.2 脂肪的代谢	154	12.2.4 个别氨基酸的分解代谢	204
10.2.1 甘油代谢	155	习题	206
10.2.2 脂肪酸的分解代谢	156	参考文献	206
10.2.3 脂肪酸的合成代谢	160	推荐书目	206
10.3 磷脂代谢和固醇代谢	165	第 13 章 代谢的调节控制	207
10.3.1 磷脂代谢	165	13.1 生物体内的代谢调控模式	207
10.3.2 固醇代谢	166	13.1.1 细胞分子水平的调控	207
10.4 脂质代谢在工业上的应用	169	13.1.2 体液激素的调控	212
10.4.1 脂质代谢在食品工业中的应用 (以共轭亚油酸为例)	169	13.1.3 神经系统的调控	215
10.4.2 多不饱和脂肪酸发酵	170	13.2 反馈调节	215
10.4.3 石油工业中的应用	170	13.2.1 前馈与反馈	215
习题	171	13.2.2 反馈调节的机理	216
参考文献	171	13.3 诱导与阻遏	218
推荐书目	171	13.3.1 酶的诱导合成	218
第 11 章 核酸代谢	172	13.3.2 酶合成的阻遏作用	220
11.1 核酸的降解和核苷酸代谢	172	13.3.3 分解代谢产物对酶合成的 阻遏	221
11.1.1 核酸的酶促降解	172	13.4 代谢调控在工业上的实践意义	221
习题	172	参考文献	222
参考文献	172	推荐书目	222

第三篇 能源生物化学代谢

第 14 章 微生物的产甲烷代谢与沼气化工程	223
14.1 沼气发酵基本原理	223
14.2 产甲烷微生物	224
14.2.1 产酸发酵性细菌	224
14.2.2 产氢产乙酸菌	226
14.2.3 同型产乙酸菌	226
14.2.4 产甲烷菌	227
14.3 甲烷合成代谢途径	240
14.3.1 由 H ₂ 和 CO ₂ 形成甲烷	240
14.3.2 甲酸产甲烷途径	245
14.3.3 甲醇和甲胺产甲烷途径	245
14.3.4 乙酸产甲烷途径	247
习题	250
参考文献	250
推荐书目	251
第 15 章 微生物的产乙醇代谢与燃料乙醇	252
15.1 产乙醇微生物	252
15.1.1 六碳糖发酵微生物	252
15.1.2 五碳糖发酵微生物	254
15.1.3 合成气发酵微生物	256
15.2 乙醇合成代谢途径	259
15.2.1 六碳糖乙醇发酵途径	259
15.2.2 五碳糖乙醇发酵途径	264
15.2.3 合成气乙醇发酵的代谢途径	265
15.2.4 发酵运动单胞菌乙醇发酵机理	266
15.3 乙醇发酵生产工艺与应用	267
15.3.1 淀粉类原料制取乙醇工艺	267
15.3.2 糖类原料生产燃料乙醇的工艺	268
15.3.3 纤维类原料生产燃料乙醇工艺	269
习题	272
参考文献	272
推荐书目	272
第 16 章 石油与煤炭的微生物生理生化代谢	273
16.1 微生物采油的生物化学机制	273
16.1.1 微生物采油技术的发展历程	274
16.1.2 采油微生物的分类	275
16.1.3 微生物开采石油的机理	276
16.1.4 现代技术在微生物采油中的应用	279
16.2 石油中的硫酸盐还原菌	280
16.2.1 来源于地下油层水的硫酸盐还原菌	280
16.2.2 非培养技术检测硫酸盐还原菌	283
16.2.3 结论	284
16.3 煤炭中的微生物转化机理	284
16.3.1 煤的形成与微生物转化	285
16.3.2 煤炭微生物转化分类	285
16.3.3 煤炭微生物转化机理	287
16.3.4 煤炭转化微生物选育	289
16.3.5 煤炭微生物转化技术应用	290
习题	290
参考文献	290
推荐书目	291
第 17 章 新能源的生物化学机理	292
17.1 生物制氢	292
17.1.1 生物制氢微生物	292
17.1.2 生物制氢机理	294
17.2 生物柴油	300
17.2.1 物理法	301
17.2.2 化学法	301
17.2.3 无催化剂条件下生产生物柴油	303
17.3 生物甲醇	303
17.3.1 用矿物燃料生产甲醇	304
17.3.2 通过甲酸甲酯生产甲醇	305
17.3.3 甲烷选择性氧化生成甲醇	305
17.3.4 利用生物质制取甲醇	305
17.3.5 利用二氧化碳生产甲醇	306
17.4 生物丁醇	306
17.4.1 丙酮-丁醇生产中常用的微生物	306
17.4.2 丙酮-丁醇的发酵机理	307
17.4.3 丙酮-丁醇发酵技术	309
17.5 微生物燃料电池	310
17.5.1 产电微生物	310
17.5.2 MFC 结构和工作原理	316
17.5.3 产电微生物电子传递机理	317
习题	319
参考文献	319

第四篇 能源生物化学实验

实验 1 氨基酸和蛋白质的呈色反应	320	实验 7 微生物沼气发酵	330
实验 2 Molisch 反应鉴定醛糖	323	实验 8 固定化酵母发酵产啤酒	331
实验 3 酶的特性实验	324	实验 9 餐厨垃圾厌氧制氢实验	333
实验 4 磷钼酸法测定维生素 C 的含量	325	实验 10 卵磷脂的提取和鉴定	335
实验 5 酵母核糖核酸的分离及组分鉴定	326	参考文献	336
实验 6 DNA 的酶切分析	328	推荐书目	336

第一篇 能源静态生物化学基础

第1章 緒論

【本章提要】

生物化学是一门运用化学的理论和方法研究生命物质的边缘学科。主要是通过研究生物体的化学组成、代谢、营养、酶功能、遗传信息传递、生物膜、细胞结构及分子病等来阐明生命现象。生物化学通过对生物高分子的结构与功能进行深入研究，揭示了生物体的物质代谢和能量转换等的奥秘，是生物工程、食品工程、化工、制药工程和环境工程等专业的重要学科，与能源的开发利用创新具有不可分割的联系。

1.1 生物化学的含义

化学是研究物质组成、性质、结构与变化的一门科学。生物学则是研究生命物质的结构与功能，及其与环境相互关系的科学。生物化学（biochemistry）或生物的化学（biological chemistry），即生命的化学，是一门研究生物体的化学组成、体内发生的反应和过程的学科。当代生物化学的研究除采用化学的原理和方法外，同时运用物理学的技术方法以揭示组成生物体的物质，特别是生物大分子（biomacromolecules）的结构规律。它与细胞生物学、分子遗传学等密切联系，研究和阐明生长、分化、遗传、变异、衰老和死亡等基本生命活动的规律。

生物化学利用化学的原理与方法去探讨生命，是生命科学的基础。它是介于化学、生物学及物理学之间的一门综合学科。

1.2 生物化学的研究内容

(1) 生物体的物质组成 高等生物体主要由蛋白质、核酸、糖类、脂类以及水、无机盐等组成，此外还含有一些低分子物质，如维生素、激素、氨基酸、多肽、核苷酸及一些分解产物。现知生物体是由多种化学元素组成的，其中 C、H、O 和 N 四种元素的含量占活细胞量的 99% 以上。各种元素构成约 30 种小分子化合物，这些小分子化合物可以构成生物大分子，所以把它们称为生物分子（biomolecules）或构件分子（building block molecules）。例如，20 种 L- α -氨基酸是蛋白质的构件分子，4 种核苷酸是核酸的构件分子，单糖可构建成多糖，脂肪酸组成多种脂类化合物。当前研究的重点为生物大分子的结构与功能，特别是蛋白质和核酸，二者是生命的物质基础，对生命活动起着关键性作用。

天然氨基酸虽然只有 20 种，但可构成数量繁多的蛋白质，由于不同的蛋白质具有特殊的一级结构（氨基酸残基的线性序列）和空间结构，因而具有不同的生理功能，从而能体现瑰丽多彩的生命现象，现在已从单一蛋白质深入至细胞或组织中所含有的全部蛋白质，即蛋

白质组（proteome）的研究。将研究蛋白质组的学科称为蛋白质组学（proteomics）。

蛋白质的一级结构是由核酸决定的，人类基因组（genome）即人的全部遗传信息，是由 23 对染色体组成，约含 3×10^9 碱基对，测定基因组中全部 DNA 的序列，将为揭开生命的奥秘迈开一步。把研究基因组的结构与功能的科学称为基因组学（genomics）。经过世界范围内科学家十多年的努力，2003 年已完成人类基因组计划（Human Genome Project）中全部 DNA 序列的测定。

生物大分子需要进一步组装成更大的复合体，然后装配成亚细胞结构、细胞、组织、器官、系统，最后成为能体现生命活动的机体，这些都是尚待研究和阐明的问题。

(2) 物质代谢、能量代谢及代谢调节 生物体与其外环境之间的物质交换过程就称为物质代谢或新陈代谢。物质代谢的基本过程主要包括三大步骤：消化、吸收→中间代谢→排泄。其中，中间代谢过程是在细胞内进行的、最为复杂的化学变化过程，它包括合成代谢、分解代谢、物质互变、代谢调控、能量代谢几方面的内容。代谢的紊乱可影响正常的生命活动，从而发生疾病。因此，研究物质代谢、能量代谢及代谢调节规律是生物化学课程的主要内容，也称为动态生化。

(3) 基因的复制、表达及调控 遗传信息传递的“中心法则”，可以说是分子生物学的中心法则。DNA 是储存遗传信息的物质，通过复制、转录（replication），即 DNA 合成，可形成结构完全相同的两个 DNA，将亲代的遗传信息真实地传给子代。DNA 分子中的遗传信息又是如何表达的呢？现知基因表达的第一步是将遗传信息转录（transcription）成 RNA，即 RNA 的合成，后者作为蛋白质合成的模板，并决定蛋白质的一级结构，即将遗传信息翻译（translation）成能执行各种各样生理功能的蛋白质。

1.3 生物化学与其他生命科学的关系

生物化学是介乎生物学与化学的一门边缘科学，它与生物科学的许多分支学科均有密切关系。化学，特别是有机化学和物理化学，是生物化学不可或缺的基石；物理学技术在现代生物化学的研究中扮演着越来越重要的角色；数学及计算机技术在生物学或生物化学研究中的地位日渐重要。

近 50 年来，随着蛋白质和核酸结构与功能的研究进展，尤其是 20 世纪 70 年代 DNA 重组技术的进步，生物化学进入到一个崭新的发展时期。生物化学的巨大进步对生物学其他学科如细胞生物学、遗传学、发育生物学和免疫学起到很大的推动作用；也为农学、医学和食品科学提供理论依据和研究手段。由于生物化学对生物学各领域的渗透，现代生物学已进入分子生物学时代。

可以说生物化学与分子生物学是生物学的最深和最高层次，同时也是生物学各学科中最基础的学科，也是最前沿的学科。生物化学既是现代生物学科的基础，又是其发展前沿。说它是基础，是由于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要取得更大的发展和突破，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，没有生物化学上生物大分子（核酸和蛋白质）结构与功能的阐明，没有遗传密码和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。

生物工程是在分子生物学基础上发展起来的新兴技术学科，包括基因工程、酶工程、蛋

白质工程、细胞工程、发酵工程和生化工程，其中基因工程是整个生物工程的核心。

1.4 生物化学与能源

生物化学是生物工程、食品工程、化工、制药工程和环境工程等专业的重要学科。同时，生物化学是用化学的原理和方法研究由活细胞（微生物、动物或植物细胞）或酶为催化剂的生物反应过程的学科。它既是化学工程的一个分支学科，又是生物技术的一个重要组成部分，与能源的开发利用创新具有不可分割的联系。

生物化学工程是在工业条件下运用微生物或离体动植物组织细胞及其产生的酶类，它在能源转化过程中起着关键性的作用。根据生物化学机理，利用微生物可将自然界的废弃物、生活垃圾等资源，转化为燃料乙醇、丁醇、生物柴油、沼气和氢气等清洁能源，对于改善生态环境、发展社会经济等具有重要的战略意义和现实意义。

将基因工程技术应用于能源的开发和创新已成为研究者们的主要研究方向，特别是将固定化细胞技术与遗传工程技术结合起来，即利用转移、插入突变、基因克隆等方法产生有极强的生产能力的遗传工程菌，再通过将其固定化，用来生产高质量、高品质、高产量的能源产品，这是一个引人瞩目的研究方向。

第2章 蛋白质化学

【本章提要】

蛋白质是生命的物质基础，是生物体中含量最丰富、功能最复杂的一类大分子物质，在所有的生命过程中起重要作用。蛋白质几乎存在于所有的器官和组织，约占人体固体成分的 45%，分布广泛，种类繁多，是生物体的基本组成之一。本章主要阐述蛋白质的基本结构特征，并在此基础上说明结构与功能以及理化性质的关系。

2.1 概述

2.1.1 蛋白质的概念

2.1.1.1 蛋白质的定义

蛋白质 (protein) 是一种由 20 种 α -氨基酸通过肽键相互连接而成的一类具有特定构象和生物学活性的高分子有机化合物。

2.1.1.2 蛋白质的元素组成

蛋白质主要由碳、氢、氧、氮四种元素组成，有的蛋白质含有磷、碘，少数含铁、铜、锌、锰、钴、钼等金属元素。单纯蛋白质的元素组成为碳 50%~55%、氢 6%~7%、氧 19%~24%、氮 13%~19%，除此之外还有硫 0%~4%。

各种蛋白质的含氮量很接近，平均为 16%。由于体内组织的主要含氮物是蛋白质，因此，只要测定生物样品中的氮含量，就可以按下式推算出蛋白质大致含量：

$$\text{每克样品中含氮克数} \times 6.25 \times 100 = 100 \text{ 克样品中蛋白质含量 (\%)}$$

2.1.1.3 蛋白质是生命的物质基础

蛋白质是一切生命的物质基础，不仅因为蛋白质是构成机体组织器官的基本成分，更重要的是蛋白质本身不断地进行合成与分解。这种合成、分解的对立统一过程，推动生命活动，调节机体正常生理功能，保证机体的生长、发育、繁殖、遗传及修补损伤的组织。

2.1.2 蛋白质的分类

为了便于对蛋白质的结构与功能进行深入研究，需对蛋白质进行分类。蛋白质的分类方法很多，其中最常见的是按照其组成分类，此外，溶解特性、分子形状、化学结构与功能以及生物来源等都可作为蛋白质的分类依据。

2.1.2.1 按组成成分分类

(1) 单纯蛋白质 (simpleprotein) 分子组成中，除氨基酸构成的多肽蛋白成分外，没有任何非蛋白成分，称为单纯蛋白质，如核糖核酸酶、胰岛素等。

单纯蛋白质可以根据其物理化学性质如在水、盐、酸、碱、醇中的溶解度分为：清蛋白、精蛋白、组蛋白、球蛋白、谷蛋白、醇溶蛋白、硬蛋白等。

① 清蛋白 (albumins)：又称白蛋白，溶于水，其重要代表是血清蛋白、乳清蛋白、卵清蛋白、麦清蛋白、豆清蛋白及有毒的蓖麻蛋白。

② 精蛋白 (protamine)：溶于水及酸性溶液，存在于成熟精细胞中，如鲑精蛋白。

③ 组蛋白 (histones)：溶于水及稀酸溶液，含碱性氨基酸多，呈碱性，是真核生物体

细胞染色质组成成分。

④ 球蛋白 (globulins): 不溶于水, 易溶于稀盐水, 如人血清球蛋白、乳球蛋白、肌球蛋白等。植物种子中的蛋白质多属此类。

⑤ 谷蛋白 (glutenin): 不溶于水、醇及中性盐溶液, 溶于稀酸、稀碱, 如麦谷蛋白。

⑥ 醇溶蛋白 (prolamines): 不溶于水, 可溶于 50%~90% 乙醇, 多存在于禾本科植物的种子中, 如小麦醇溶蛋白。

⑦ 硬蛋白 (scleroproteins): 不溶于水、稀酸、稀碱溶液, 主要存在于皮肤、毛发、指甲等中, 主要起支持和保护作用, 如胶原蛋白、角蛋白等。

(2) 结合蛋白质 结合蛋白质由单纯蛋白质和其他化合物结合构成, 被结合的其他化合物通常称为结合蛋白质的非蛋白部分 (辅基)。按其非蛋白部分的不同而分为核蛋白、糖蛋白、脂蛋白、磷蛋白、金属蛋白及色蛋白等。

① 核蛋白 (nucleoproteins): 由核酸与组蛋白、精蛋白等单纯碱性蛋白结合而成, 为细胞核的主要成分, 如细胞核中的核糖核蛋白等。

② 糖蛋白 (glycoproteins): 由短的寡糖链与蛋白质共价相连构成, 通常或分泌到体液中或是膜蛋白, 包括酶、激素、载体、凝集素、抗体等。

③ 脂蛋白 (lipoproteins): 由简单蛋白与脂类结合而成, 在体内脂质的运输方面起重要作用, 并参与细胞脂质代谢的调节, 不溶性脂蛋白是各种生物膜的主要组成成分, 包括血清 α -、 β -脂蛋白等。

④ 磷蛋白 (phosphoproteins): 分子中含有磷酸基, 磷酸基一般与蛋白质分子中的丝氨酸或苏氨酸通过酯键相连, 如酪蛋白、胃蛋白酶等。

⑤ 金属蛋白 (metalloproteins): 直接与金属结合的蛋白质, 如铁蛋白含铁, 乙醇脱氢酶含锌。

⑥ 色蛋白 (chromoprotein): 由单纯蛋白与色素物质结合而成, 如血红蛋白、叶绿蛋白和细胞色素等。

2.1.2.2 按分子形状分类

根据分子形状的不同, 可将蛋白质分为球状蛋白质和纤维状蛋白质两大类: 以长轴与短轴之比为标准, 前者小于 5, 后者大于 5。要注意球状蛋白质不等于球蛋白。

球状蛋白质: 分子对称, 外形接近球状, 溶解度好, 能结晶, 大多数蛋白质属此类蛋白质, 具有多种多样的生物功能。

纤维状蛋白质 (fibrousprotein): 分子对称性差, 难溶于水和其他溶剂的蛋白质, 从其分子结构上看, 可与可溶性球蛋白加以区别, 从这一点来看, 它是白明胶、丝心蛋白、胶原 (蛋白)、肌肉蛋白等纤维蛋白的总称。

2.1.2.3 按结构分类

(1) 单体蛋白 由一条肽链构成, 最高结构为三级结构。包括由二硫键连接的几条肽链形成的蛋白质, 其最高结构也是三级。多数水解酶为单体蛋白。

(2) 寡聚蛋白 包含 2 个或 2 个以上三级结构的亚基。可以是相同亚基的聚合, 也可以是不同亚基的聚合, 如血红蛋白为四聚体, 由 2 个 α 亚基和 2 个 β 亚基聚合而成 ($\alpha_2\beta_2$)。

(3) 多聚蛋白 由数十个亚基, 甚至数百个亚基聚合而成的超级多聚体蛋白, 如病毒外壳蛋白。

2.1.2.4 按功能分类

根据蛋白质的主要功能可将蛋白质分为活性蛋白和非活性蛋白两大类。属于活性蛋白质的有酶、蛋白质激素、运输和储存蛋白质、运动蛋白质和受体蛋白质等; 属于非活性蛋白质的有角蛋白、胶原蛋白等。

(1) 活性蛋白质

① 球蛋白 (globular protein): 紧凑的, 近似球形的, 含有折叠紧密的多肽链的一类蛋白质, 许多都溶于水。典型的球蛋白含有能特异地识别其他化合物的凹陷或裂隙部位。

② 伴娘蛋白 (chaperone): 与一种新合成的多肽链形成复合物并协助它正确折叠成具有生物功能构象的蛋白质。伴娘蛋白可以防止不正确折叠中间体的形成和没有组装的蛋白亚基的不正确聚集, 协助多肽链跨膜转运以及大的多亚基蛋白质的组装和解体。

③ 肌红蛋白 (myoglobin): 是由一条肽链和一个血红素辅基组成的结合蛋白, 是肌肉内储存氧的蛋白质, 它的氧饱和曲线为双曲线形。

④ 血红蛋白 (hemoglobin): 是由含有血红素辅基的 4 个亚基组成的结合蛋白。血红蛋白负责将氧由肺运输到外周组织, 它的氧饱和曲线为 S 形。

(2) 非活性蛋白质

① 角蛋白 (keratin): 由处于 α -螺旋或 β 折叠构象的平行的多肽链组成不溶于水的起着保护或结构作用的蛋白质。

② 胶原 (蛋白) (collagen): 是动物结缔组织最丰富的一种蛋白质, 由原胶原蛋白分子组成。原胶原蛋白是一种具有右手超螺旋结构的蛋白。每个原胶原分子都是由 3 条特殊的左手螺旋 (螺距 0.95nm, 每一圈含有 3.3 个残基) 的多肽链右手旋转形成的。

③ 纤维蛋白 (fibrous protein): 一类主要的不溶于水的蛋白质, 通常含有呈现相同二级结构的多肽链, 许多纤维蛋白结合紧密, 并为单个细胞或整个生物体提供机械强度, 起着保护或结构上的作用。

2.1.3 蛋白质的生物学功能

在所有的生物细胞组织中, 蛋白质是除水之外含量最大和最基本的成分, 具有多种重要的生理功能。按组织、细胞中的蛋白质和血浆蛋白质两部分将其功能分述如下。

2.1.3.1 组织、细胞中主要蛋白质的功能

人体各组织、细胞中存在着多种蛋白质, 它们的性质和功能各异。归纳起来, 这些蛋白质的主要功能有以下几个方面。

(1) 催化和调控作用 体内物质代谢中的一系列化学反应几乎都是由酶催化的。目前已知的酶都是蛋白质, 可见蛋白质在物质代谢中起着重要的催化作用。

人体内全身各细胞所含基因组虽相同, 但不同器官、组织或不同时期基因的表达都受到严格的调控。参与基因调控的蛋白质有组蛋白、非组蛋白、阻遏蛋白、基因激活蛋白、多种生长因子和蛋白类激素等。还有一些蛋白质参与细胞间信息传递。因此, 机体内各组织细胞各种代谢的进行及协调, 都与蛋白质的调控功能密切相关。

(2) 在协调运动中的作用 肌肉收缩是一种协调运动, 人体生理功能离不开肌肉的收缩: 即使在安静时, 循环 (心血管内的肌肉)、呼吸 (膈肌等)、消化 (消化道平滑肌)、排泄 (括约肌等) 及体姿的维持 (有关肌肉) 等重要功能都与肌肉收缩密切相关, 剧烈运动时更是如此。

(3) 在运输及储存中的作用 蛋白质在体内物质运输和储存中起重要作用。例如, 物质代谢所需的氧分子, 就是靠血红蛋白运输的; 氧在肌肉组织中的储存靠肌红蛋白来完成; 铁在细胞内需与铁蛋白结合才能储存。

(4) 在识别、防御和神经传导中的作用 体内各种传递信息的信使需与特异的受体相互识别、结合才能将信息传递至有关细胞内, 受体多为蛋白质。机体合成的抗体蛋白在对外源性蛋白质的识别与结合、免疫防御中起着十分重要的作用。神经细胞对特异刺激起一定的反应, 需要有特异的受体蛋白质的参与。例如, 视网膜细胞中存在的受体蛋白质, 在感光和视觉传导中起媒介作用; 神经细胞连接处的特异受体蛋白在接受神经递质的作用后, 可引起神

经信号的传递，可见蛋白质在神经传导中有着极其重要的作用。

此外，皮肤及骨骼等组织中含量较大的胶原蛋白，主要起机械支持作用。

2.1.3.2 血浆蛋白质的主要功能

血液除去血细胞等有形成分后的部分称为血浆。血浆是很多种蛋白质和小分子物质的混合水溶液。随着分离技术的提高，目前用分辨率较高的电泳法（如聚丙烯酰胺凝胶电泳和免疫电泳等）能分离出很多的血浆蛋白组分，已分离纯化的有 200 多种，有些蛋白质含量甚微，其结构与功能多不清楚，现将血浆蛋白质的主要功能归纳如下。

(1) 对 pH 的缓冲和胶体渗透压的维持 血浆蛋白质的 pH 值大多在 4.0~7.3。血浆蛋白质的未电离蛋白质 (HPr , 弱酸) 和电离蛋白质 (Pr^- , 共轭碱) 组成缓冲对，参与对血浆正常 pH 值 7.35~7.45 的维持。

血浆胶体渗透压的维持对于血管与组织间水分及物质的交换起重要作用。胶体渗透压是使组织间液从毛细血管静脉端渗回血管内的主要力量，如血浆胶体渗透压下降，可引起水分过多地滞留在组织间隙而出现水肿（如营养不良性水肿）。血浆胶体渗透压的大小取决于血浆中蛋白质分子数的多少。血浆蛋白质中，清蛋白的浓度最大（ $3.8\sim4.8\text{ g/dL}$ ），且其相对分子质量较小（约为 66000），故其分子数最多，所以，它在维持正常血浆胶体渗透压方面起主要作用（血浆胶体渗透压的 75%~80% 靠清蛋白维持）。清蛋白是肝细胞合成、分泌入血的，故血浆清蛋白的含量也可反映部分肝脏功能及机体的营养状况。

(2) 对多种物质的运输作用 一些难溶于水或不溶于水的物质，在血浆内需以蛋白质作载体才能运输。以清蛋白作为载体运输的物质有脂酸、胆红素、甲状腺素、肾上腺素、视黄醇、 Ca^{2+} 、 Cu^{2+} 及一些难溶于水的药物（如毛地黄昔、巴比妥、阿司匹林等）；与血浆球蛋白结合而运输的物质有甲状腺素、肾上腺皮质激素、磷脂、三酰甘油、胆固醇及胆固醇酯、脂溶性维生素和 Fe^{3+} 、 Cu^{2+} 、 Zn^{2+} 等。

(3) 血浆中存在着多种酶，由组织细胞合成后分泌或逸入血浆 根据来源和作用可将血浆酶分为三类：胞内酶、外分泌酶、血浆功能性酶。血浆功能性酶与血浆正常功能密切相关，如凝血系统及纤维蛋白溶解系统中的多种酶类，它们大多以无活性的酶原形式存在，经激活后才发挥催化活性，铜蓝蛋白（为一种亚铁氧化酶）、磷脂酰胆碱、胆固醇酰基转移酶、脂蛋白脂肪酶和肾素（一种蛋白水解酶）等也是在血浆中发挥作用的酶。血浆中的外分泌酶是由外分泌腺分泌物异常进入血浆所致，通常提示外分泌腺炎症或通透性增大。血浆中的细胞酶是细胞内酶泄漏入血浆的，原因是细胞破裂死亡、通透性加大、炎症等造成的。

(4) 免疫、防护等功能 血浆中存在的抗体蛋白能特异地识别异体蛋白质（外源性蛋白质），并能与之结合成复合体，这类蛋白质被称为免疫球蛋白。还有另一类被称作补体的蛋白酶系统，它能协助免疫球蛋白清除异体蛋白，以防御病原微生物对机体的危害。血浆蛋白质中的凝血因子能在一定条件下促进血液凝固，保护受伤机体不致流血过多。另一些血浆蛋白质有抗凝血或溶解纤维蛋白的作用，使正常血液循环能够畅通无阻，其作用与整个机体功能的完成是密不可分的。

(5) 营养功能 血浆蛋白质还可以被组织摄取，用以进行组织蛋白质的更新、组织修补、转化成其他重要含氮化合物、异生糖或直接被氧化分解以供能，在营养缺乏的条件下，血浆蛋白质的这种功能尤为重要。

2.2 蛋白质的基本单位——氨基酸

组成蛋白质的基本单位是氨基酸 (amino acid)，氨基酸通过脱水缩合形成肽链。蛋白质

是由一条或多条多肽链组成的生物大分子，每一条多肽链有二十至数百个氨基酸残基不等；各种氨基酸残基按一定的顺序排列。

2.2.1 氨基酸的结构通式

现已发现的天然的氨基酸有 300 多种，但组成蛋白质分子的主要氨基酸只有 20 种。除脯氨酸以外的 19 种氨基酸的结构通式是 $\text{H}_2\text{N}-\text{CHR}-\text{COOH}$ （见图 2-1）。根据氨基（ $-\text{NH}_2$ ）连接在羧基（ $-\text{COOH}$ ）中碳原子的位置，可分为 α 、 β 、 γ 、 δ ……的氨基酸（ $\text{C} \cdots \text{C}-\text{C}-\text{C}-\text{COOH}$ ）（见图 2-2）。

目前自然界中尚未发现蛋白质中有氨基和羧基不连在同一个碳原子上的氨基酸。即蛋白质的氨基酸的羧基和氨基都连在同一个 α 碳原子上，故称为 α -氨基酸。

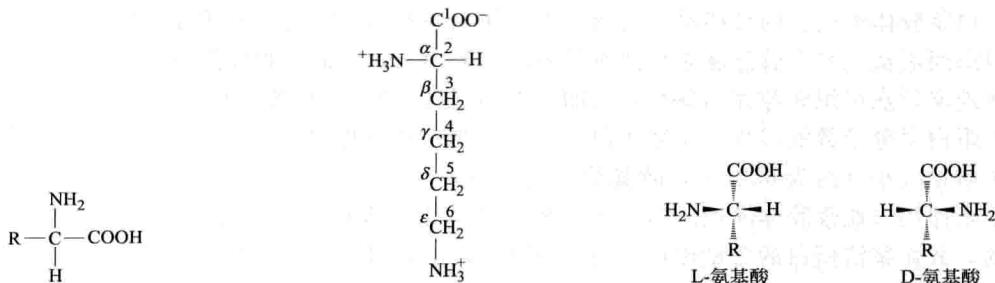


图 2-1 氨基酸的结构通式

图 2-2 α -赖氨酸的结构式

图 2-3 L-氨基酸，D-氨基酸的结构

除甘氨酸（ $R=H$ ）外，19 种氨基酸的 α 碳原子为不对称碳原子（手性碳原子），故有 L- 和 D- 两种构型（见图 2-3）。只有 L- 型氨基酸才存在于蛋白质中，D- 型氨基酸存在于细菌细胞壁和某些抗生素中，一般不能被人和动物利用。

2.2.2 氨基酸的分类

2.2.2.1 天然氨基酸的种类

组成蛋白质的 20 种氨基酸被称为天然氨基酸或基本氨基酸。表 2-1 中列出了这 20 种氨基酸的名称、符号与缩写以及生理作用，图 2-4 中则分别为它们的分子结构式。

表 2-1 20 种天然氨基酸及其生理作用

中文名称	英文名称	符号与缩写	生 理 作 用
丙氨酸	Alanine	A/Ala	促进血液中酒精的代谢，增强肝功能
精氨酸	Arginine	R/Arg	降低血氨，促进尿素生成，治疗肝昏迷，增加肌肉活力
天冬酰胺	Asparagine	N/Asn	降血压，扩张支气管(平喘)，抗消化性溃疡及胃功能障碍
天冬氨酸	Aspartic acid	D/Asp	降低血氨，对肝和肌肉有保护作用，对心肌梗塞等有防治效果
半胱氨酸	Cysteine	C/Cys	有治疗脂肪肝和解毒效果，治疗皮肤的损伤，对病后、产后脱发有疗效
谷氨酰胺	Glutamine	Q/Gln	治疗消化器官溃疡、醇中毒及改善脑功能
谷氨酸	Glutamic acid	E/Glu	降低血氨，保护皮肤湿润，可维持和促进脑细胞功能
甘氨酸	Glycine	G/Gly	降低血液中的胆固醇浓度和血糖值，提高肌肉活力，防止胃酸过多
组氨酸	Histidine	H/His	促进血液生成，促进血管扩张，增加血管壁的渗透性，促进腺体分泌，可治疗消化性溃疡、发育不良等症状
异亮氨酸	Isoleucine	I/Ile	参与胸腺、脾脏及脑下腺的调节以及代谢
亮氨酸	Leucine	L/Leu	降低血液中的血糖值，促进皮肤、伤口及骨头的愈合
赖氨酸	Lysine	K/Lys	促进大脑发育、脂肪代谢，调节松果腺、乳腺、黄体及卵巢，防止细胞退化
蛋氨酸	Methionine	M/Met	参与组成血红蛋白、组织与血清，有促进脾脏、胰脏及淋巴的功能
苯丙氨酸	Phenylalanine	F/Phe	参与消除肾及膀胱功能的损耗
脯氨酸	Proline	P/Pro	对高血压有疗效