



云南省普通高等学校“十二五”规划教材

植物生物化学

主编 陈玉惠 贾璐 李靖



非外借

高等教育出版社



云南省普通高等学校“十二五”规划教材

植物生物化学

主 编 陈玉惠 贾 璐 李 靖
副主编 敖新宇 余进德 任梅蓉

高等教育出版社·北京

内容简介

全书以生物化学的完整框架为基础,适当增加植物特有的生化历程,力求系统详实地为读者展现植物生物化学的知识体系。

本书分为 15 章,主要内容包括:蛋白质、核酸、糖类、脂质等有机大分子的结构、性质、功能及代谢;维生素、植物有机酸等有机小分子的特点与功能;植物的细胞壁及其代谢;植物的光合作用机制;生物固氮及成氮作用;核酸及蛋白质的生物合成;代谢的调节与控制。在配套的数字课程中提供了视频讲解、教学课件、知识扩展、习题及答案、常用生物化学名词、参考资料等,为师生提供教学参考。

本书可作为高等农林院校、综合院校生物科学类、农学类相关专业及高等职业院校相关专业的教材,也可作为相关专业研究生及科研教学人员的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

植物生物化学 / 陈玉惠, 贾璐, 李靖主编. -- 北京: 高等教育出版社, 2017.12

ISBN 978-7-04-048703-9

I. ①植… II. ①陈… ②贾… ③李… III. ①植物生物化学 - 高等学校 - 教材 IV. ①Q946

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2018) 第 007725 号

策划编辑 李 融 责任编辑 李 融 封面设计 姜 磊 责任印制 毛斯璐

出版发行	高等教育出版社	网 址	http://www.hep.edu.cn
社 址	北京市西城区德外大街4号		http://www.hep.com.cn
邮政编码	100120	网上订购	http://www.hepmall.com.cn
印 刷	高教社(天津)印务有限公司		http://www.hepmall.com
开 本	787mm×1092mm 1/16		http://www.hepmall.cn
印 张	24.5		
字 数	600千字	版 次	2017年12月第1版
购书热线	010-58581118	印 次	2017年12月第1次印刷
咨询电话	400-810-0598	定 价	55.00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 48703-00

数字课程 (基础版)

植物生物 化学

主编 陈玉惠 贾璐 李靖

登录方法:

1. 电脑访问 <http://abook.hep.com.cn/48703>, 或手机扫描下方二维码、下载并安装 Abook 应用。
2. 注册并登录, 进入“我的课程”。
3. 输入封底数字课程账号 (20 位密码, 刮开涂层可见), 或通过 Abook 应用扫描封底数字课程账号二维码, 完成课程绑定。
4. 点击“进入学习”, 开始本数字课程的学习。

课程绑定后一年为数字课程使用有效期。如有使用问题, 请发邮件至:

lifescience@pub.hep.cn



植物生物化学

“植物生物化学”数字课程与纸质教材一体化设计, 紧密配合。数字课程包括视频讲解、教学课件、知识拓展、各章小结、习题及答案、参考资料等多项内容, 可供不同层次的高等院校的师生根据实际需求选择使用, 也可供相关科学工作者参考。

用户名: 密码: 验证码: 5360 忘记密码?

<http://abook.hep.com.cn/48703>

扫描二维码, 下载 Abook 应用



前言

高等农林院校的学生必须具备一定的生物化学知识,才能更好地适应社会对农林业类人才的需求,这早已是不争的事实。随着我国科学技术的快速发展以及社会对大学生综合素质和知识结构提出的更高要求,我国高等农林院校设置的诸多课程中,生物化学作为一门必不可少的重要专业基础课,正越来越受到重视。

目前,国内出版的生物化学教材虽然种类繁多,但大多属于生物类专业通用的普通生物化学教材。专门针对植物类专业的植物生物化学教材寥寥无几,在一定程度上给教师教学和学生学学习都带来了不便,加之随着植物生物化学的不断发展,新内容、新知识层出不穷,也需要对植物生物化学教材中的相关内容进行调整、更新和补充,才能满足高等农林院校植物类相关专业教学的需要,这也是促成我们编写这本教材的动力。

《植物生物化学》是云南省普通高等学校“十二五”规划教材。全书共分15章,在内容的取舍和编排上,以普通生物化学内容的完整框架为基础,尽可能展现“植物学科”的专业特色。如在结构生物化学部分增加了“重要植物次生代谢物”的结构与功能;在代谢部分适当增加植物糖类合成代谢的比例以及很少出现在生物化学教材中的莽草酸途径等,并用浅显易懂的方式描述了植物光合作用的概况及植物氮素循环,为学生后续课程的学习奠定了一定基础。在涉及一些新知识、新技术方面,采用通俗易懂的表述方式进行了介绍,同时为避免学生的重复学习,对重叠知识点进行了淡化处理,以点到为止的讲述方式兼顾了内容的完整性。本教材每一章都由“引言”、“正文”和“小结”三部分构成,在正文中又以资源标签的形式插入部分扩展内容,并配套设计了数字课程,其内容涵盖了各章习题、要点解析、知识拓展、参考资料等,使教材系统、严谨而又不失趣味,增加了可读性。

本教材由云南省优势特色重点学科生物学一级学科建设项目(50097505)资助,在撰稿和出版过程中得到西南林业大学教务处、生命科学学院以及生物化学教研室全体教师的大力支持,在此一并致谢。本教材具体内容六位编写者分工协作共同编写完成,全书由陈玉惠教授审阅修改,贾璐、李靖统稿,冯小飞和贾璐绘制书中插图。特别感谢本教研室的冯小飞老师在插图和结构式绘制方面给予的大力支持;此外,非常感谢高等教育出版社的工作人员在本教材出版中所付出的辛勤劳动;感谢文后所列参考书和参考文献的作者们,是他们的工作为本教材的编写提供了基础。

本教材是在编写人员多年教学实践的基础上,结合农林院校植物类专业生物化学课程教学的特点以及植物生物化学的一些研究成果整理编撰而成,由于编者水平和经验有限,书中欠妥之处在所难免,敬请广大读者和同仁批评指正。

编者
2017年8月

目 录

绪论	1	1.8 蛋白质的研究方法	37
1 蛋白质化学	5	1.8.1 蛋白质的分离、纯化及 鉴定	37
1.1 蛋白质的重要性	5	1.8.2 蛋白质的含量测定	38
1.2 蛋白质的基本组成单位——氨 基酸	6	1.8.3 蛋白质一级结构的测定	39
1.2.1 元素组成	6	1.9 植物蛋白质在食品方面的利用	39
1.2.2 蛋白质氨基酸的结构通式	6	2 酶化学	41
1.2.3 蛋白质氨基酸的分类及其 结构	7	2.1 概述	41
1.2.4 蛋白质氨基酸的重要性质	10	2.1.1 酶的概念	41
1.3 肽	15	2.1.2 酶的化学本质	42
1.3.1 肽和肽键的结构	15	2.1.3 酶的分类	42
1.3.2 肽的重要性质	16	2.1.4 酶的命名	43
1.3.3 天然存在的活性肽	17	2.2 酶的特性	44
1.4 蛋白质的分子结构	19	2.2.1 酶促反应的高效性	44
1.4.1 蛋白质的一级结构	19	2.2.2 高度的专一性	44
1.4.2 蛋白质的高级结构	20	2.2.3 敏感性和可调节性	46
1.5 蛋白质结构与功能的关系	28	2.3 酶的化学组成和结构特点	46
1.5.1 蛋白质一级结构和高级结构的 关系	29	2.3.1 酶的化学组成	46
1.5.3 蛋白质高级结构与功能的 关系	30	2.3.2 酶的结构特征	48
1.6 蛋白质的重要性质	31	2.4 维生素与辅助因子	51
1.6.1 一般物理性质	31	2.4.1 水溶性维生素	51
1.6.2 两性性质及等电点	32	2.4.2 脂溶性维生素	57
1.6.3 胶体性质与沉淀反应	32	2.4.3 其他重要辅酶	59
1.6.4 蛋白质的变性作用	33	2.4.4 维生素在植物生活中的 作用	60
1.6.5 光吸收性质	34	2.5 酶的作用机制	61
1.6.6 重要化学性质	35	2.5.1 酶的中间产物学说	62
1.7 蛋白质的分类	36	2.5.2 酶催化的专一性机制	62
		2.5.3 酶催化的高效性机制	63
		2.6 酶促反应动力学	65
		2.6.1 酶浓度的影响	66

2.6.2 底物浓度的影响	66	3.7.2 核酸一级结构的测定	102
2.6.3 温度对酶促反应的影响	68	4 植物中的糖类物质	105
2.6.4 pH 对酶促反应的影响	69	4.1 概述	105
2.6.5 激活剂对酶促反应的影响	69	4.1.1 糖的概念	106
2.6.6 抑制剂对酶促反应速度的影响	70	4.1.2 糖的分类	106
2.7 酶的多样性	75	4.2 单糖	106
2.7.1 调节酶	75	4.2.1 单糖的结构	106
2.7.2 同工酶	76	4.2.2 单糖的基本性质	109
2.7.3 核酶	76	4.2.3 重要的单糖及其衍生物	111
2.7.4 人工酶	76	4.3 寡糖	115
2.8 酶的分离纯化与活力测定	77	4.4 多糖	117
2.8.1 酶的提取与分离纯化	77	4.4.1 淀粉	117
2.8.2 酶活力测定	79	4.4.2 纤维素	119
2.9 酶的应用	80	4.4.3 杂多糖	121
3 核酸化学	82	4.4.4 复合糖	122
3.1 核酸的分类及分布	82	4.5 糖类与植物细胞壁	124
3.2 核酸的生物学功能	83	4.5.1 植物细胞壁的结构	124
3.3 核酸的基本组成单位——核苷酸	83	4.5.2 植物细胞壁中的糖类物质	124
3.3.1 核糖和脱氧核糖的结构	84	5 植物中的重要次生代谢物	128
3.3.2 嘧啶和嘌呤碱的结构	84	5.1 概述	128
3.3.3 核苷和核苷酸的结构	85	5.2 植物中的萜类化合物	129
3.3.4 核苷酸衍生物	86	5.2.1 萜类化合物的种类与来源	129
3.4 DNA 的分子结构	87	5.2.2 萜类的主要功能	131
3.4.1 DNA 的一级结构	87	5.2.3 天然萜类分子的修饰与应用	134
3.4.2 DNA 的二级结构	88	5.2.4 转基因萜类产物及其应用	135
3.4.3 DNA 的三级结构	92	5.3 植物中的酚类化合物	136
3.5 RNA 的分子结构	94	5.3.1 植物酚类化合物的种类与来源	137
3.5.1 mRNA 的分子结构	94	5.3.2 酚类物质的功能与应用	139
3.5.2 tRNA 的分子结构	96	5.4 含氮有机物	140
3.5.3 rRNA 的分子结构	97	5.4.1 生物碱	141
3.6 核酸的性质	97	5.4.2 生氰糖苷	142
3.6.1 核酸的一般性质	97	5.4.3 其他含氮次生代谢物	143
3.6.2 核酸的酸碱性质	97	6 生物能与生物氧化	145
3.6.3 核酸的水解	98	6.1 生物能学	145
3.6.4 核酸的紫外吸收性质	98	6.1.1 生物系统中的能流	145
3.6.5 核酸的变性、复性及杂交	99		
3.7 核酸的研究方法	101		
3.7.1 核酸的分离纯化及测定	101		

6.1.2 热力学上的几个重要概念	146	成与降解	189
6.1.3 生化反应中的自由能	147	7.4 糖类的相互转化	192
6.1.4 高能化合物及其作用	148	7.4.1 单糖间的相互转化	192
6.2 生物氧化的概念及特点	151	7.4.2 蔗糖和淀粉的转变	194
6.3 生物氧化的方式	152	8 糖的分解代谢	196
6.3.1 细胞中的氧化还原反应	152	8.1 初生代谢与次生代谢	196
6.3.2 CO_2 、 H_2O 的生成以及 ATP 的产生	152	8.2 糖酵解	197
6.4 呼吸链与生物氧化体系	153	8.2.1 糖酵解的历程	197
6.4.1 电子传递与呼吸链	153	8.2.2 糖酵解过程的调节	202
6.4.2 线粒体氧化体系	160	8.2.3 其他己糖进入糖酵解的途径	203
6.4.3 植物中的非线粒体氧化体系	162	8.3 无氧呼吸与发酵	204
6.5 氧化磷酸化	164	8.3.1 植物的无氧呼吸和乙醇发酵	204
6.5.1 ATP 的生成方式	164	8.3.2 乳酸发酵	204
6.5.2 氧化磷酸化的作用机制	165	8.3.3 丁酸发酵	205
6.5.3 氧化磷酸化的抑制	167	8.4 有氧氧化与三羧酸循环	205
6.5.4 线粒体外的 NADH 的氧化	168	8.4.1 三羧酸循环的准备阶段	206
6.6 光合磷酸化	169	8.4.2 三羧酸循环的历程	206
6.6.1 叶绿体与光合作用	169	8.4.3 草酰乙酸的回补	210
6.6.2 光合系统中的电子传递体系	170	8.4.4 三羧酸循环的调控	212
6.6.3 光合磷酸化的作用机制	172	8.4.5 葡萄糖有氧氧化的全过程	212
6.6.4 光合磷酸化的抑制剂	173	8.5 磷酸戊糖途径	212
6.6.5 ATP 经叶绿体膜的运转	174	8.5.1 磷酸戊糖途径的反应历程	213
7 糖的生物合成与转化	175	8.5.2 磷酸戊糖途径的生物学意义	214
7.1 二氧化碳的固定与单糖的生成	175	8.6 乙醛酸循环与糖异生作用	214
7.1.1 卡尔文循环	175	8.6.1 乙醛酸循环	215
7.1.2 CO_2 的固定与单糖的生成	175	8.6.2 糖异生作用	216
7.2 寡糖的生物合成与降解	179	8.7 莽草酸途径	218
7.2.1 蔗糖的合成与降解	179	8.8 有机酸的代谢	220
7.2.2 棉籽糖系列寡糖的合成与降解	182	8.8.1 植物中的有机酸	220
7.3 多糖的生物合成与降解	184	8.8.2 糖与有机酸的互变	221
7.3.1 淀粉的生物合成与降解	184	8.8.3 固定 CO_2 形成有机酸	222
7.3.2 菊糖的生物合成与降解	188	8.8.4 草酸的代谢	223
7.3.3 植物细胞壁相关多糖的合成与降解	189	8.8.5 芳香族有机酸的代谢	224
8 糖的分解代谢	196	9 脂质代谢	225
8.1 初生代谢与次生代谢	196	9.1 概述	225
8.2 糖酵解	197		
8.2.1 糖酵解的历程	197		
8.2.2 糖酵解过程的调节	202		
8.2.3 其他己糖进入糖酵解的途径	203		
8.3 无氧呼吸与发酵	204		
8.3.1 植物的无氧呼吸和乙醇发酵	204		
8.3.2 乳酸发酵	204		
8.3.3 丁酸发酵	205		
8.4 有氧氧化与三羧酸循环	205		
8.4.1 三羧酸循环的准备阶段	206		
8.4.2 三羧酸循环的历程	206		
8.4.3 草酰乙酸的回补	210		
8.4.4 三羧酸循环的调控	212		
8.4.5 葡萄糖有氧氧化的全过程	212		
8.5 磷酸戊糖途径	212		
8.5.1 磷酸戊糖途径的反应历程	213		
8.5.2 磷酸戊糖途径的生物学意义	214		
8.6 乙醛酸循环与糖异生作用	214		
8.6.1 乙醛酸循环	215		
8.6.2 糖异生作用	216		
8.7 莽草酸途径	218		
8.8 有机酸的代谢	220		
8.8.1 植物中的有机酸	220		
8.8.2 糖与有机酸的互变	221		
8.8.3 固定 CO_2 形成有机酸	222		
8.8.4 草酸的代谢	223		
8.8.5 芳香族有机酸的代谢	224		
9 脂质代谢	225		
9.1 概述	225		

9.1.1 脂肪酸	226	11 蛋白质的酶促降解及氨基酸代谢	265
9.1.2 植物中的常见脂质及功能	227	11.1 蛋白质的酶促降解	265
9.2 脂肪的分解代谢	231	11.1.1 蛋白酶的类和专一性	265
9.2.1 脂肪的水解	231	11.1.2 蛋白质的酶促降解	266
9.2.2 甘油的降解与转化	231	11.2 氨基酸的分解代谢	268
9.2.3 脂肪酸降解的主要 方式—— β -氧化	231	11.2.1 脱氨基作用	268
9.2.4 植物细胞与动物细胞中 β -氧化的区别	237	11.2.2 脱羧基作用	272
9.2.5 脂肪酸的其他氧化方式	237	11.2.3 氨基酸分解产物的代谢 去向	274
9.2.6 植物细胞内脂肪酸氧化与 乙醛酸循环	237	11.3 个别氨基酸的降解及转化	278
9.3 脂肪的合成代谢	238	11.3.1 甘氨酸	278
9.3.1 磷酸甘油的生物合成	238	11.3.2 谷氨酸	279
9.3.2 脂肪酸合成的基本 途径	238	11.3.3 鸟氨酸	279
9.3.3 线粒体和内质网中脂肪酸碳链 的延长	242	11.4 氨基酸的生物合成	279
9.3.4 不饱和脂肪酸的合成	242	11.4.1 一碳单位与氨基酸的 合成	280
9.3.5 脂肪的生物合成	243	11.4.2 各族氨基酸的生物合成	281
9.4 磷脂的代谢	244	12 核酸的酶促降解及核苷酸 代谢	286
9.4.1 甘油磷脂的代谢	244	12.1 核酸的酶促降解	286
9.4.2 鞘磷脂的代谢	246	12.1.1 外切核酸酶	287
10 氮素代谢	249	12.1.2 内切核酸酶	287
10.1 自然界和植物中的氮素	249	12.1.3 限制性内切核酸酶	288
10.2 生物固氮	251	12.2 核苷酸的分解代谢	289
10.2.1 固氮酶系统	251	12.2.1 嘌呤碱的降解	290
10.2.2 共生固氮	254	12.2.2 嘧啶碱的降解	291
10.3 氮的来源与吸收	255	12.3 核苷酸的合成代谢	292
10.4 硝酸盐的吸收和还原	258	12.3.1 嘌呤核苷酸的生物合成	293
10.4.1 硝酸盐的吸收	258	12.3.2 嘧啶核苷酸的生物合成	295
10.4.2 硝酸盐的还原	259	12.3.3 脱氧核糖核苷酸的生物 合成	297
10.5 氮的同化	260	12.3.4 核苷酸从头合成的调节	299
10.6 氮代谢与碳代谢的相互作用	262	13 核酸的生物合成	301
10.6.1 共生固氮体中的碳氮 交流	262	13.1 概述	301
10.6.2 光合碳代谢与氮代谢	263	13.2 DNA 的复制	302

13.2.1 DNA 的半保留复制	302	合成	353
13.2.2 DNA 复制的起始及方向 ...	303	14.3 蛋白质合成的抑制剂	354
13.2.3 参与 DNA 复制的主要酶 和蛋白因子	303	14.3.1 原核生物蛋白质合成的抑 制剂	355
13.2.4 原核生物 DNA 的复制 ...	308	14.3.2 真核生物蛋白质合成的抑 制剂	355
13.2.5 真核生物 DNA 的复制 ...	311	14.3.3 原核生物和真核生物蛋 白质合成的抑制剂	355
13.2.6 DNA 复制的高度忠实性 ...	311	14.4 蛋白质翻译后加工及靶向 输送	356
13.2.7 DNA 的损伤及修复	313	15 代谢调节与控制	359
13.3 逆转录	319	15.1 代谢调节的类型	359
13.4 RNA 的生物合成	320	15.2 酶定位的区域化调节	360
13.4.1 原核生物 RNA 的转录 ...	320	15.3 酶活性的调节	360
13.4.2 原核生物 RNA 的转录后 加工	324	15.3.1 变构效应与反馈调节	360
13.4.3 真核生物 RNA 的转录 ...	325	15.3.2 共价修饰与级联放大效应 ...	363
13.4.4 真核生物 RNA 的转录后 加工	329	15.4 酶含量的调节——原核基因的 表达与调控	364
13.3.5 RNA 依赖的 RNA 合成 ...	334	15.5 酶含量的调节——真核基因的 表达与调控	370
13.3.6 RNA 生物合成的抑制剂 ...	334	15.5.1 转录前的基因活化	371
13.5 DNA 重组技术	335	15.5.2 转录水平的调控	373
14 蛋白质的生物合成	339	15.5.3 基因表达的转录后调控 ...	377
14.1 蛋白质合成的基本组分	339	主要参考资料	379
14.1.1 mRNA 与遗传密码	339	索引	
14.1.2 氨基酸的搬运者—— tRNA	342		
14.1.3 rRNA 与核糖体	343		
14.2 蛋白质合成的基本步骤	345		
14.2.1 原核生物蛋白质的合成 ...	345		
14.2.2 真核生物蛋白质的合成 ...	351		
14.2.3 植物叶绿体中蛋白质的			



自然界中的生命体和非生命体之间有着明显的区别,而生命现象是自然界最为神秘的现象,人类一直在为探究生命现象的本质进行着不懈的努力。自 20 世纪以来,在化学、物理学、生物学和生理学等自然学科发展的带动下,生物化学飞速发展,特别是进入微观领域后,人们对生命现象的认识更是达到了新的高度。随着生物化学发展的日趋完善和庞大,在此基础上发展出许多新的分支学科,如分子生物学、基因组学、蛋白质组学和代谢组学等;或是细化出了动物生物化学、植物生物化学、医学生物化学等;又或者与其他一些学科进一步交叉催生形成一些新的分支学科,如化学生物学、代谢生物学、合成生物学等。

1. 生物化学的含义

生物化学是生物学和化学相互渗透形成的交叉学科。就学科内容而言,化学主要是研究自然界中各种物质的化学组成、分子结构、性质和功能等;生物学则是研究自然界中生物体的分类、形态、进化、生活习性等规律的学科。表面上看,两个学科之间好像没有什么必然的联系,而事实上生物学发展到今天已从单纯分类学进入到了分子生物学水平,从单纯关注生物体的形态描述发展到运用现代技术对构成生命体的各种物质进行定量研究与分析,并试图从分子水平上解开生命的奥秘,这就必然要运用到现代化学方面的诸多成就,包括它的理论、观点、方法及实验手段等。另一方面化学学科的发展特别是有机化学的发展,也必然涉及生物体,因为从化学的观点来看,生物体也是由物质组成的,它包含多种化学成分,其运动规律完全可以用化学的方法和理论去研究和解释。因而,随着学科的发展,生物学和化学之间相互交叉和渗透的内容日趋广泛和深入,逐渐形成了一门朝气蓬勃的新兴学科——生物化学。

到底什么是生物化学呢?简单来说,生物化学是研究生命现象化学本质的一门学科。综合下一个定义,生物化学就是运用化学的原理和方法,研究生物体的物质组成和遵循化学规律所发生的一系列化学变化,进而深入揭示生命现象本质的一门学科。因此生物化学也有生命的化学之称。

2. 生物化学的发展历程

生物化学的建立和发展与物理学、有机化学及生理学的发展密不可分,其发展可归纳为五个阶段。

第一阶段(18 世纪下半叶—19 世纪上半叶):这一阶段的研究主要是以分离和研究生物体内的一些有机物质为主。一些重要的有机酸如柠檬酸、苹果酸、酒石酸等相继被发

现;在代谢方面,确定了氧气是体内代谢必需的成分,体内也存在“燃烧”过程并放热,即是生物氧化过程。这一时期最具代表性的科学家都是化学家,有拉瓦锡(Antoine-Laurent de Lavoisier)、舍勒(Carl Wilhelm Scheele)、普里斯特利(J. Joseph Priestley)等。

第二阶段(19世纪下半叶—20世纪20年代):从这一阶段开始,从事生物化学研究的科学家越来越多。一些直接与核酸、蛋白质有关的有机分子,如核苷酸、氨基酸等被分离出来;酶、核酸、维生素等物质相继被发现;生物化学的一些分离分析方法得以建立。这一时期也正式提出了“生物化学”这一学科名称,为生物化学的快速发展奠定了理论基础。

第三阶段(20世纪30年代—50年代):这一阶段是生物化学快速发展的时期,许多重要的研究结果被发现。如确定了酶的化学本质是蛋白质、遗传物质的载体是核酸;揭示了糖的分解过程(三羧酸循环)、植物的光合作用机制、脂肪的代谢途径等。同时,在这一时期,生物化学的分离分析方法得到进一步完善,电泳技术、离心技术、同位素示踪技术、X线衍射技术等都已日趋成熟。这些成果极大地推动了现代生物学、医学和农学的发展,并形成了多个生物化学研究中心。

第四阶段(20世纪50年代—70年代):这一阶段以建立DNA双螺旋结构模型为标志,对核酸及蛋白质的研究达到了新的高度。生物化学家们完善了核酸、蛋白质的分离纯化技术,实现了蛋白质的结构测定,建立了单克隆抗体技术,确定了遗传中心法则并破译了遗传密码,弄清了基因复制、转录和翻译机制,开启了分子生物学的时代。这一时期生物化学理论与技术的井喷式发展为后期基因工程技术的建立奠定了基础。

第五阶段(20世纪70年代至今):这一时期的标志性事件是1973年保罗·伯格(Paul Berg)等人成功实现了DNA体外重组。由于PCR(聚合酶链式反应)、基因克隆等技术的成功应用,生物学全面进入分子生物学时代,并以前所未有的速率发展。由于许多基因被克隆并可扩增,一些生物学、医学和农学问题也开始得以阐明,比如细胞周期调控、发育衰老机制等。基因工程技术的建立,使人们实现了转基因育种,转基因药物生产,通过基因编辑治疗疾病等,这些成果极大地推动了医药健康事业以及农林牧渔等各项产业的发展。

3. 生物化学的主要研究内容

生物化学研究的基本对象为生物体中的生物分子,主要包括生物分子的元素组成、结构、理化性质及其在生物体中的变化规律。由此可见,生物化学的研究对象并不局限于何种生物、何种细胞或何种器官,而是囊括了生物体组成物质的全部化学性质及其变化。因此,其研究对象具有普遍性和代表性。生物化学的研究内容可以归纳为以下三个方面:

(1) 对生物分子理化特征的描述。组成生物体的分子主要有糖、脂、蛋白质、核酸等有机大分子和氨基酸、维生素等有机小分子。生物化学首先要研究的是这些分子的元素组成、结构、性质和功能。由于在生物体内,各种生物分子都表现出十分重要的生理作用,因此研究清楚这些分子的基本情况是生物化学非常重要的内容。该部分内容也被称为静态生物化学。

(2) 生物分子在生物体内进行分解与合成的变化规律,即新陈代谢。新陈代谢是指生物体通过同化与异化作用与环境进行的物质交换和能量交换过程,它是生物体在运动形式上区别于非生物体的根本所在。这部分研究内容通常又被称为动态生物化学。

(3) 生物分子在生物体内产生的信息交流。在研究生物分子的运动与代谢时,发现生物信息的传递与一些生化过程密切相关,如DNA合成与遗传信息的传递、激素的作用与细胞

信号转导等。其中遗传信息的流动过程一直最受关注,其次是细胞之间的信息交流,以及生物体对体外信息的响应。对生物分子在生物体内产生的信息交流及调控的研究可称为信息生物化学。

4. 植物生物化学的学科发展及其意义

生物化学的研究对象是所有的生命体,当整个学科发展积累到一定程度后,根据研究对象的具体属性或者应用方向,又延展出若干分支学科。譬如按照生物分类衍生的动物生物化学、植物生物化学、微生物生物化学;或是按照应用领域衍生的医学生物化学、营养生物化学等。显然,植物生物化学是研究植物的化学组成及其变化规律的一门学科,亦可以看作植物学、生物化学以及植物生理学之间的交叉学科。虽然生物化学中的很多理论和基本反应历程是用微生物和动物做实验材料获得的,但其中的绝大多数后来在植物中也得到了验证,可见生物化学理论在动物、植物和微生物方面具有很高的同一性。当然,也有不少代谢途径以及生物分子是植物体内特有的,譬如光合磷酸化、乙醛酸循环等。作为植物生物化学这一学科,必须在阐明广泛适用的基本生化理论的同时,突出描述植物中特有的物质组成现象以及新陈代谢规律,以便真实地反映植物体生命活动的化学本质。

生物化学是一门源于实践又反馈于实践的学科,它在医学、农业和某些工业的生产实践推动下成长起来,反过来,它又促进了这些部门生产实践的发展。就植物生物化学而言,它对农林业生产的实际意义尤为显著。

在植物生长发育的全过程中,细胞内的物质发生着复杂的转化,包括有机物的合成、转移、积累等;同时在植物的生长过程中还会不断遭受不同外界环境的胁迫,如低温、干旱、病原菌和害虫侵害等,而与之相关的植物栽培、育种、改良、植物固氮、产品储存与加工以及植物抗逆境和抗病虫机制等的研究都依赖于植物生物化学的原理和方法,都需要我们遵循植物生物化学的规律去解决问题。

目前随着人们生活水平的提高,对农产品的品质也提出了更高的要求。比如,提高谷物中的蛋白质含量;改变植物蛋白中氨基酸的组成比例使之营养价值提升;或是改变禾谷类种子中直链淀粉和支链淀粉的比例,以实现产品口感多元化等。所有这些改变都必须在充分掌握植物代谢规律的前提下,利用生物化学中基因重组、转基因等技术来实现育种改良。目前,植物基因工程作为现代育种的重要辅助手段,已被广泛应用于水稻、玉米等多种重要农作物中。

此外,植物生物化学的相关技术在发酵工业上的应用为我们带来了营养和口感都相当丰富的产品,它们往往富含益生元、矿物质、各种有机酸、多糖以及萜类物质,符合人们对绿色健康食品的需求;通过生物化学的提取分离技术,从许多传统中草药植物中发现的活性物质也为医药发展和疾病治疗提供了新的材料和思路。

5. 植物生物化学的课程性质与学习方法

植物生物化学是高等农林院校中生物技术、生物科学、农学、园艺、植保、林学和食品等本科专业的专业基础课,与植物生理学、遗传学、微生物学、植物分类学、植物病理学以及农业科学、食品科学、营养科学等学科都有密切关系。植物生物化学不仅是进一步学习以上专业

课程的重要基础,亦为这些学科的研究提供了必要的基本理论和手段。

植物生物化学课程的基本任务是使学生掌握糖类、脂质、蛋白质、酶、核酸等生物大分子的结构、性质、功能及运动变化规律;生物能量的产生、储存与利用规律;遗传信息的储存、传递及表达等基本理论知识。在此基础上,需要对植物中特有的代谢路径和产物有进一步的了解。同时还要掌握生物化学分离、制备、分析、鉴定技术(比色、层析、电泳、离心等)的基本实验原理及操作技能。

生物化学与数学、物理和化学不同,它的研究大多还处在定性阶段,不太可能像物理、数学那样通过公式、定理获得一个准确的结论。因此,生物化学的学习通常以概念为主,从化学的角度认识和理解生物分子的变化规律,同时也要注意生物分子区别于普通有机物的特性以及所处细胞环境的特性。由于生物体内物质之间存在千丝万缕的联系,从整体的角度来把握和理解新陈代谢可以让逻辑更加清晰。此外,生物化学的实验是辅助学习的有效手段,一些理论知识在实验中被形象地展现出来,有助于我们的理解和记忆。学好生物化学,便可以为学好生命科学的其他学科奠定坚实基础,这一点是毫无疑问的。

1 蛋白质化学

蛋白质是生物体最重要的一类生物大分子,英文名称为 protein,源自希腊文 $\pi\rho\omicron\tau\omicron$,是“最原初的,第一重要的”意思。蛋白质在生物体内占有特殊的地位,是生命现象的物质基础。构成生物体的各种蛋白质具有共同的结构基础,即各种蛋白质的氨基酸均是通过肽键相连接以形成多肽链的。蛋白质复杂的组成和结构是其多种多样生物学功能的基础;而蛋白质独特的性质和功能则是其结构的反映。

1.1 蛋白质的重要性

生物体由糖类、脂质、蛋白质、核酸、水、无机盐、维生素、激素及某些小分子物质共同构成,其中蛋白质和核酸是构成生命现象最为重要的两类大分子物质。就蛋白质而言,它几乎存在于一切生物中,从最简单的病毒到高等生物无一例外均有蛋白质存在。早在 19 世纪恩格斯就曾指出“生命是蛋白体的存在方式”,此言道出了蛋白质的重要性。经过 100 多年的研究证明,蛋白质是生命活动的主要体现者,是生命活动的物质基础。生命离不开蛋白质,可以说没有蛋白质就没有生命。因此,蛋白质是现代生物技术,尤其是基因工程、蛋白质工程、酶工程等研究的重点和基础。

蛋白质是生物功能的载体。实际上每种细胞活性都依赖于一种或几种特定的蛋白质,归纳起来蛋白质的生物学功能主要有以下几个方面:

(1) 催化 蛋白质的一个最重要的生物功能是作为生物体新陈代谢的催化剂——酶,生物体内的代谢反应几乎都是在酶的催化下进行的。

(2) 转运 某些蛋白质具有运输功能,负责小分子和离子在细胞间和细胞器间的转运,如细胞色素和铁氧还蛋白传递电子;细胞膜上的离子通道、载体等运输离子和代谢物。

(3) 储存 因为氮素通常是植物生长的限制性养分,蛋白质是生物体必要时提供充足氮素的一种方式。许多高等植物的种子含高达 60% 的储存蛋白,为种子的发芽准备足够的氮素。

(4) 运动 某些蛋白质赋予细胞以运动的能力,如肌动蛋白和肌球蛋白与细胞运动有关;藻类和高等植物中的细胞质流动需要肌动蛋白参与。

(5) 结构成分 结构蛋白参与细胞和组织的建成,如微管蛋白、伸展蛋白、膜蛋白等。

此外,蛋白质还在生物的生长、发育、分化、繁殖等多方面起着重要的作用。

正因为蛋白质在生命体中扮演着如此重要的角色,深入了解蛋白质的结构、性质、功能等是认识生命本质的关键。

1.2 蛋白质的基本组成单位——氨基酸

蛋白质功能上的多样性取决于蛋白质结构上的多样性,所以要了解蛋白质的功能必须首先了解蛋白质的化学本质,即蛋白质的化学组成、分子结构及性质等。

1.2.1 元素组成

据生物学家估计生物界中约有 100 亿种不同结构的蛋白质,这样众多的蛋白质如果没有共性可寻,可想而知要了解它们会有多难,幸运的是据蛋白质元素分析证实,尽管蛋白质种类繁多,但其元素组成非常简单且各种蛋白质元素组成相似:各种均含 C、H、O、N,多数含 S,有的还含 P、Fe、Cu、Zn、I。

蛋白质元素分析中的一个重要现象:大多数蛋白质含氮量非常接近,为 15%~17.6%,平均为 16%。这是蛋白质元素组成的一个特点,也是凯氏定氮法测定蛋白质含量的计算基础:

蛋白质含量 = 蛋白氮 × 6.25

式中 6.25,即 16% 的倒数,称为“蛋白质系数”,表示 1 g 氮所代表的蛋白质量(克数)。

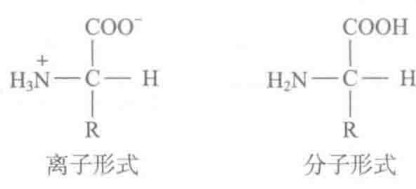
1.2.2 蛋白质氨基酸的结构通式

蛋白质在酸、碱和蛋白酶的作用下均降解为氨基酸,因此,我们说蛋白质的基本组成单位是氨基酸。

氨基酸(amino acid, AA)是指含氨基的羧酸。已知组成生物体蛋白质的氨基酸常见的有 20 种,此外在含硒蛋白质和某些原核生物体内与产甲烷代谢有关的酶中还发现两种由密码子编码的氨基酸即含硒(硒代)半胱氨酸(selenocysteine, Sec, U)和吡咯赖氨酸(pyrrolysine, Pyl, O)。

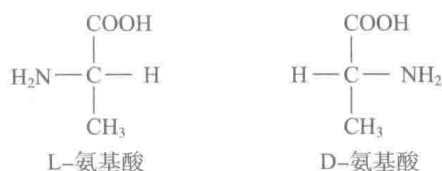


这 22 种由蛋白质水解获得的氨基酸被称为蛋白质氨基酸或是标准氨基酸(standard amino acid),除脯氨酸为 α- 亚氨基酸外,其余均为 α- 氨基酸。其结构通式为:



由于最新发现的两种氨基酸并不常见,我们在后文的讲述中通常不再纳入。其他 20 种常见蛋白质氨基酸在结构上的差别仅在于侧链基团 R 的不同,除甘氨酸外,其余氨基酸的 α

碳原子都是手性碳原子,因而每一种氨基酸都有 D 型和 L 型立体异构体。从蛋白质水解得到的 α -氨基酸都属于 L 型,但在生物体内也存在 D-氨基酸。例如,某些细菌就可以利用 D-氨基酸合成抗生素如短杆菌肽。



1.2.3 蛋白质氨基酸的分类及其结构

(1) 蛋白质氨基酸的共同特点

其共同点均为 α -氨基酸;除甘氨酸($R=\text{H}$)外,均具旋光性(optical rotation),且各种氨基酸在特定条件下均具有特定的比旋光度,可用于各种氨基酸的定性定量分析,是氨基酸的重要物理常数;除甘氨酸($R=\text{H}$)外,均为 L-氨基酸;氨基酸在可见光区均无光吸收,但酪氨酸、色氨酸和苯丙氨酸具有紫外吸收能力:最大吸收波长分别为 279 nm、278 nm 和 259 nm。由于大多数蛋白质含有酪氨酸,所以常在 280 nm 进行测定以对蛋白质进行定性定量分析。

(2) 分类及其结构

组成蛋白质的 20 种常见氨基酸可以按 R 基的化学结构或极性大小进行分类。氨基酸有多种分类方法,目前常用的主要有三种:

① 根据 R 基的结构分为四大类

脂肪族氨基酸:甘氨酸、丙氨酸、缬氨酸、亮氨酸、异亮氨酸、甲硫氨酸、半胱氨酸、丝氨酸、苏氨酸、谷氨酸、天冬氨酸、赖氨酸、精氨酸、谷氨酰胺和天冬酰胺。

芳香族氨基酸:苯丙氨酸、酪氨酸。

杂环族氨基酸:色氨酸、组氨酸。

杂环亚氨基酸:脯氨酸。

② 根据酸碱性分类

酸性氨基酸:天冬氨酸、谷氨酸。

碱性氨基酸:精氨酸、赖氨酸、组氨酸。

中性氨基酸:其余 15 种。

③ 根据 R 基的极性(在 pH 7.0 时)分类

非极性 R 基氨基酸:共有 8 种氨基酸。包括四种带有脂肪烃侧链氨基酸,即丙氨酸、缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸;两种含芳香环氨基酸,即苯丙氨酸和色氨酸;一种含硫氨基酸,即甲硫氨酸;一种亚氨基酸,即脯氨酸。

不带电荷的极性 R 基氨基酸:共有 7 种氨基酸。包括含羟基的丝氨酸、苏氨酸和酪氨酸;含酰胺基的天冬酰胺和谷氨酰胺;含巯基的半胱氨酸;甘氨酸的侧链介于极性和非极性之间。

带正电荷的极性 R 基氨基酸:为碱性氨基酸,在 pH 7.0 时携带正净电荷,包括赖氨酸、精氨酸和组氨酸。

带负电荷的极性 R 基氨基酸:为酸性氨基酸,在 pH 7.0 时携带负净电荷,包括天冬氨酸和谷氨酸(表 1-1)。