

面向 21 世纪课程教材  
Textbook Series for 21st Century

# 生物化学

第三版 上册

王镜岩 朱圣庚 徐长法 主编



A0968667



高等教育出版社  
HIGHER EDUCATION PRESS

## 内容提要

本书是教育部“高等教育面向 21 世纪教学内容和课程体系改革计划”项目研究成果,是教育部推荐的“面向 21 世纪课程教材”,同时也是“九五”国家级重点教材。

全书共 40 章,上册为第 1~18 章,包括糖类、脂质、蛋白质、核酸、酶、维生素和辅酶、抗生素、激素和生物膜等。下册为第 19~40 章,包括代谢总论、生物氧化、糖代谢、脂质代谢、蛋白质分解及氨基酸代谢、核酸的降解与核苷酸代谢、核酸的生物合成、蛋白质的生物合成、物质跨膜运输、生物固氮和光合作用等。每章都附有提要和习题,书后附有生物化学常用名词英汉对照、名词缩写、索引等,以便读者学习。本书吸收了生物化学国际、国内的最新进展,内容丰富,图文并茂,章节仍按“先静态、后动态”组织编排,符合国内的教学习惯,便于教师教学使用和学生自学。

本书是国内内容最为丰富的基础生物化学教材,适合于综合性院校、农林院校、医学院校及师范院校的生命科学类专业及相关专业的本科生使用,也可供教师、研究生及科研工作人员使用。

## 图书在版编目(CIP)数据

生物化学.上册 / 王镜岩等主编.—3 版.—北京:高等教育出版社, 2002.9

ISBN 7-04-011088-1

I. 生... II. 王... 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(2002)第 037560 号

生物化学(第三版)(上册)

王镜岩 朱圣庚 徐长法 主编

出版发行 高等教育出版社  
社 址 北京市东城区沙滩后街 55 号  
邮政编码 100009  
传 真 010-64014048

购书热线 010-64054588  
免费咨询 800-810-0598  
网 址 <http://www.hep.edu.cn>  
<http://www.hep.com.cn>

经 销 新华书店北京发行所  
印 刷 北京民族印刷厂

开 本 850×1168 1/16  
印 张 40.5  
字 数 1 250 000

版 次 1980 年 4 月第 1 版  
2002 年 9 月第 3 版  
印 次 2002 年 9 月第 1 次印刷  
定 价 56.00 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**

# 《生物化学》(第三版)编写人员

主 编 王镜岩 朱圣庚 徐长法

编著者 (各章及编写人员)

第 1~7 章 徐长法

第 8~11 章 张庭芳

第 12~15 章 朱圣庚

第 16 章 徐长法 唐建国

第 17 章 俞梅敏 唐建国

第 18 章 杨福愉

第 19 章 王镜岩 文重

第 20 章 王镜岩

第 21 章 黄有国 张旭家

第 22~26 章 王镜岩

第 27 章 徐长法

第 28~29 章 文重 王镜岩

第 30~31 章 王镜岩 文重

第 32 章 唐建国

第 33~37 章 朱圣庚

第 38 章 唐建国

第 39~40 章 朱圣庚

**深切怀念我们的导师**

**——敬爱的沈同教授**

## 第三版序言

生命科学、信息科学等的发展正值腾飞时期,人类在认识世界和改造世界的漫长岁月中,又将面临一个重大的里程碑。其中,生物科学在近20年中出现了惊人的进展,它不仅吸引了学术界的极大关注,而且很大程度地影响了日常生活。生命科学所以成为带头学科,其核心是生物化学的引人瞩目的发展。只要翻翻文献,甚至看看现今的教科书,就可明白:生物科学、生物技术的进步和发展与基础领域生物化学的发展是不可分的。

今日的生物化学在广度和深度上都发生了巨大变化,从中发展出分子生物学并已成为独立学科就是一例。面对如此庞大的分量和广泛的内容更新,怎样写出好的教科书,是我们作者的重要课题。环顾国际上几本权威性的科教书,他们力求把重大的新成果收容到书中,内容越来越多,程度越来越深,这正是现代生物化学的本来面目。在此种背景下,一些基础的内容只得从略,但篇幅仍然不断扩充。另一方面,在动物学、植物学、遗传学、生理学、医学、农学、药学及食品等等的学科中,作为基础学科的生物化学,其学术吸引力越来越大。对于如此广泛领域的学科,学习生物化学,必须作为他们主修学科的重要补充。不论把它当作副科也好,主科也好,学生们面对这样庞大的新知识,新概念,时常会感到生物化学基础知识的不足,或感到不知怎样从那些外围知识中找出核心的东西。显然,解决这个问题的关键在于与生物化学进展相称的教学安排,及课堂讲授和教科书的写作。

为此,我们认为,一方面,新的教科书必须与国际接轨,最新的重要内容不可忽视;另一方面,面对我国大、中学教育和广大师生的实际,必须以我为主,不能照搬。写出的教科书力求读了能懂,基本概念,基本问题,写得深入浅出,循序渐进,讲解明白。例如,涉及物理化学、有机化学的基础,还要作一些扼要的提示和解说;又如,在章节安排上,为使读者先认清构成生物体的各种物质的性质,打好基础,我们仍采取了受读者广泛认同的先“静态”后“动态”的安排,不仅如此,在静态方面的写作,我们还用了相当大的篇幅。第三版和前两版的主要区别在于从章节上进行了调整。从第二版23章扩展为第三版的40章。例如,在第二版,我们把蛋白质列为一章,第三版已经发展为五章;酶由原来的一章发展为三章;核酸由一章发展为四章;糖代谢由一章发展为四章,其中着重增加了寡糖和糖蛋白生物合成的内容;脂质代谢由一章发展为两章;在蛋白质的分解代谢中,增加了全新的内容;生物固氮作用从一节发展为一章;在核酸代谢中,由过去的內容扩展为五章;基因重排和遗传密码都分别单列为独立的两章。有些章节的名称和内容也都作了调整。在各章节中都增添新的内容,在深度、广度等方面都有所发展,并注意加入一些具有启发性的有关的历史内容。另外,为满足更多的读者,如研究生、教师、研究人员和技术人员等的需要,我们力求使本书带有工具书的性质。例如,书中关键词第一次出现,都给了英文名称,书后附有较详细的索引,英汉名词对照等。此外各章还附有:提要、习题、参考书及文献等等。书成之后,我不敢妄言上述的目的已经达到,摆出以上想法,只是略表作为主编的初衷。

本书缘起于20年前,沈同先生和我、赵邦悌以及其他同事为十年动乱后的教育复苏,编写了《生物化学》教科书第一版,于1980年由高等教育出版社出版。其后,为适应科学和教育的发展,又改写了第二版,于1990年出版。现又已度过生物化学大变化的十年,沈同先生已过世,我和朱圣庚、徐长法同志主持了这第三版的改写。没有前两版的出版,没有参加前两版编写的同仁们的辛勤耕作,没有全国各同行和学生们的鼓励和建议,就不可能有这第三版的出版。在第三版出版之际,现列出前两版的作者名单,表示我们对那些已辞世的同仁的深痛怀念,对因故不能再担负第三版写作的同仁表示深切谢意:

第一版 主编:沈同、王镜岩、赵邦悌

编写者:沈同、王镜岩、赵邦悌、李建武、徐长法、朱圣庚、俞梅敏

第二版 主编：沈同、王镜岩

编写者：沈同、王镜岩、赵邦悌、李建武、徐长法、朱圣庚、俞梅敏、杨端、杨福愉、黄有国

我们感谢高等教育出版社、北京大学生命科学学院和生物化学及分子生物学系的负责同志在第三版的编写过程中给予的人力、物力支持。还要感谢编者的家人们，首先是他们的精神支持，此外在幕后都为此书付出了许多辛勤劳动，例如，搜索资料，抄写稿件，互相联系以及家务劳动等等。他们是文重先生和王兰仙、王锦兰、洪朝阳、黄仪秀、陆庆芳等女士。我们还要感谢王世珍、杨兴文、刘志华和高教出版社的邓捷、田军等先生在本书编写过程中给予的大力支持和帮助。因时间仓促，书中出现的各种错误和问题，望读者见谅并请随时指正，以便加以修改。

王镜岩执笔

2002年4月

## 第二版序言

1980年由北京大学沈同、王镜岩、赵邦悌主编的《生物化学》上、下册,经过8年的试用,受到广大读者欢迎,1988年被评为国家优秀教材,并获得优秀教材奖。

鉴于生物化学发展迅速,新进展层出不穷,为了引进最新内容,故决定重新改编,作为《生物化学》第二版。

《生物化学》第二版改编的指导思想和第一版基本相同。力求反映生物化学领域的新进展;尽量包括较广泛的普通生物化学内容,为高等学校生化专业学生提供一本教科书,为广大读者提供较广博的生物化学基本知识;为便于读者学习,对有关重要的有机化学、物理化学等基础知识作扼要阐述;各章设有提要、习题及主要参考书;并附有生物化学方面的主要期刊、生物化学大事年表、常用生化名词缩写、生化名词英汉对照、索引等。

第二版的作者除第一版的作者沈同、王镜岩、赵邦悌、李建武、徐长法、朱圣赓、俞梅敏等外,又增加了杨端,并约请了中国科学院生物物理所杨福愉、黄有国编写有关生物膜的两章。

全书分上、下两册,共23章。

在编写过程中,受到高等教育出版社和许多高等院校同行以及广大读者的热情鼓励和支持。1988年在厦门及1989年在大连召开的会议上进行了审稿,参加会议的有:复旦大学、南京大学、南开大学、吉林大学、武汉大学、厦门大学、兰州大学、南京大学医学院、北京师范大学、华东师范大学、东北师范大学、辽宁师范大学、陕西师范大学、高等教育出版社等单位。与会代表以极认真的态度阅读初稿,提出宝贵意见,甚至纠正个别错误,特此表示感谢。

应特别感谢张庭芳同志对蛋白质、酶、激素等章的认真审阅及建议;感谢吴相钰同志对光合作用的认真审阅及建议;感谢化学系物理化学教研室储德莹同志对生物能学和生物氧化二章的认真审阅及建议。

还应感谢使用过《生物化学》第一版的各校师生所提出的宝贵意见。北京大学生物系历届用过第一版教材的师生们,在认真钻研的基础上,对内容提出过中肯的意见,这些都对我们在编写第二版时起了很好的作用,特致谢意。我们还感谢王世珍同志在编写索引及抄稿中给予的大力支持。最后,我们还对北京大学生物系、生化教研室的全体同志表示谢意,没有他们的支持这本书是无法完成的。

高等教育出版社谭丽霞、田年担任本书责任编辑,在编辑加工中作了大量细致工作,对一些章节的修改提出了看法。高教出版社尹文君为本书描绘大部分插图,在此一并表示感谢。

《生物化学》第二版的编写及出版都是非常仓促的,书中错误和问题肯定不少,欢迎读者批评指正。

主编 沈同、王镜岩

1989年12月

# 第一版序

本书是根据教育部 1977 年 10 月在成都召开的高等学校生物学教材会议制订的《生物化学》教材大纲编写的。可供综合性大学、师范院校生物系生物化学专业学生的试用教材,也可供其他专业的学生及研究生、教师和科技工作者参考。

由于近几十年来生物化学的发展极其迅速,生物化学教材的篇幅也越来越大。为了在较短时间内编写出一本反映当代生物化学的面貌与水平的教材,我们组织了较多的人员参加本书的编写工作,并根据各人学术上的专长分别撰写有关章节。由于生物化学领域内各分支学科的发展速度并不是一致的,所以本书各章的篇幅大小也相差较为悬殊。本书力求在阐述各种生物化学物质的基本理化特性和生物化学知识的基础上,尽可能反映现代生物化学的新进展。蛋白质、核酸、酶等生物大分子的结构与功能在本书中占有较多的篇幅。

本书共分 17 章,分上、下两册出版。上册包括糖、脂类、蛋白质、核酸、酶、维生素与辅酶、抗菌素、激素等八章。下册包括代谢总论、生物氧化、糖代谢、脂类代谢、蛋白质分解及氨基酸代谢、核酸的降解与核苷酸代谢、核酸的生物合成、蛋白质的生物合成和物质代谢的相互联系和调节控制等九章。每章末尾都附有摘要和习题,本书所用术语的译名主要以科学出版社的《英汉生物化学词汇》为根据,重要的术语在书中第一次出现时都附有外文。各章末均列出主要参考书目。

参加本书编写的有北京大学生物系生物化学教研室沈同、王镜岩、赵邦悌、李建武、徐长法、朱圣赓,俞梅敏。全书的统一编校工作是在沈同教授领导下由王镜岩和赵邦悌二人完成的。

参加本书审稿工作的有:复旦大学和南京大学(主审单位),中国科技大学、南开大学、吉林大学、四川大学和厦门大学等单位的代表。他们对本书各章提出了许多宝贵的修改意见。

在本书编写过程中张庭芳同志对蛋白质、核酸、酶等章提出了修改意见。吴湘钰、茹炳根二同志对酶一章,顾孝诚、谭慎操二同志对蛋白质一章,马树义同志对核酸一章提出了修改意见。于彬同志在照相制图上给予很大协助。

人民教育出版社安名勋同志担任本书的责任编辑,在编辑加工过程中对本书一些章节作了修改、补充,并编写了本书索引、生化名词英汉对照及常用生化名词缩写等。本书大部分插图由人民教育出版社焦东立同志描绘。

由于编者水平所限,书中肯定会有不少错误,希望读者批评指正。

编 者

1980 年 8 月



# 目 录

第 1 章 糖类 .....	1	(二) 糖链结构的多样性 .....	56
一、引言 .....	1	(三) 糖肽连键的类型 .....	57
(一) 糖类的存在与来源 .....	1	(四) 糖链的分类 .....	58
(二) 糖类的生物学作用 .....	1	(五) 糖链的生物学功能 .....	60
(三) 糖类的元素组成和化学本质 .....	1	(六) 糖链参与分子识别和细胞识别 .....	61
(四) 糖的命名与分类 .....	2	(七) 糖链与糖蛋白的生物活性 .....	62
二、旋光异构 .....	2	(八) 血型物质 .....	63
(一) 有关旋光异构的几个概念 .....	2	(九) 凝集素 .....	65
(二) Fischer 投影式 .....	4	十、糖胺聚糖和蛋白聚糖 .....	66
(三) 构型的 RS 表示法 .....	5	(一) 糖胺聚糖 .....	66
三、单糖的结构 .....	6	(二) 蛋白聚糖 .....	69
(一) 单糖的链状结构 .....	6	十一、糖链的结构分析 .....	71
(二) D 系单糖和 L 系单糖 .....	6	(一) 糖链结构分析的一般步骤 .....	71
(三) 单糖的环状结构 .....	8	(二) 用于糖链结构测定的一些方法 .....	72
(四) 单糖的构象 .....	11	提要 .....	75
四、单糖的性质 .....	13	习题 .....	77
(一) 单糖的物理性质 .....	13	主要参考书 .....	78
(二) 单糖的化学性质 .....	15	第 2 章 脂质 .....	79
五、重要的单糖和单糖衍生物 .....	22	一、引言 .....	79
(一) 单糖 .....	22	(一) 脂质的定义 .....	79
(二) 单糖磷酸酯 .....	25	(二) 脂质的分类 .....	79
(三) 糖醇 .....	26	(三) 脂质的生物学作用 .....	80
(四) 糖酸 .....	28	二、脂肪酸 .....	82
(五) 脱氧糖 .....	29	(一) 脂肪酸的种类 .....	82
(六) 氨基糖 .....	30	(二) 天然脂肪酸的结构特点 .....	82
(七) 糖苷 .....	31	(三) 脂肪酸的物理和化学性质 .....	86
六、寡糖 .....	34	(四) 脂肪酸盐与乳化作用 .....	87
(一) 结构与性质 .....	34	(五) 必需多不饱和脂肪酸 .....	88
(二) 常见的二糖 .....	36	(六) 类二十碳烷 .....	89
(三) 其他简单寡糖 .....	38	三、三酰甘油和蜡 .....	91
(四) 环糊精 .....	40	(一) 甘油取代物的构型 .....	92
七、多糖 .....	40	(二) 三酰甘油的类型及二酰甘油、单酰甘油 .....	92
(一) 同多糖 .....	41	(三) 烷醚酰基甘油 .....	93
(二) 杂多糖 .....	47	(四) 三酰甘油的物理和化学性质 .....	93
八、细菌杂多糖 .....	51	(五) 蜡 .....	95
(一) 细菌细胞壁的化学组成 .....	51	四、脂质过氧化作用 .....	96
(二) 肽聚糖的结构 .....	51	(一) 自由基、活性氧和自由基链反应 .....	96
(三) 磷壁酸 .....	53	(二) 脂质过氧化的化学过程 .....	100
(四) 脂多糖 .....	54	(三) 脂质过氧化作用对机体的损伤 .....	101
(五) 荚膜多糖 .....	55	(四) 抗氧化剂的保护作用 .....	102
九、糖蛋白及其糖链 .....	56	五、磷脂 .....	103
(一) 糖蛋白的存在和含糖量 .....	56	(一) 甘油磷脂的结构 .....	103

(二) 甘油磷脂的一般性质 .....	105	(三) 纸层析 .....	151
(三) 几种常见的甘油磷脂 .....	105	(四) 薄层层析 .....	152
(四) 醚甘油磷脂 .....	106	(五) 离子交换层析 .....	152
(五) 鞘磷脂 .....	107	(六) 气液层析 .....	153
六、糖脂 .....	108	(七) 高效液相层析 .....	154
(一) 鞘糖脂 .....	108	提要 .....	155
(二) 甘油糖脂 .....	110	习题 .....	155
七、萜和类固醇 .....	110	主要参考书 .....	156
(一) 萜 .....	110	<b>第 4 章 蛋白质的共价结构</b> .....	157
(二) 类固醇 .....	112	一、蛋白质通论 .....	157
(三) 胆固醇和非动物固醇 .....	114	(一) 蛋白质的化学组成和分类 .....	157
(四) 固醇衍生物 .....	115	(二) 蛋白质的形状和大小 .....	158
八、脂蛋白 .....	116	(三) 蛋白质构象和蛋白质结构的组织层次 .....	160
(一) 血浆脂蛋白的分类 .....	116	(四) 蛋白质功能的多样性 .....	160
(二) 血浆脂蛋白的结构与功能 .....	117	二、肽 .....	162
九、脂质的提取、分离与分析 .....	119	(一) 肽和肽键的结构 .....	163
(一) 脂质的有机溶剂提取 .....	119	(二) 肽的物理和化学性质 .....	165
(二) 脂质的色谱分离 .....	119	(三) 天然存在的活性肽 .....	167
(三) 混合脂肪酸的气液色谱分析 .....	119	三、蛋白质一级结构的测定 .....	168
(四) 脂质结构的测定 .....	120	(一) 蛋白质测序的策略 .....	168
提要 .....	120	(二) N-末端和 C-末端氨基酸残基的鉴定 .....	169
习题 .....	121	(三) 二硫桥的断裂 .....	171
主要参考书 .....	121	(四) 氨基酸组成的分析 .....	171
<b>第 3 章 氨基酸</b> .....	123	(五) 多肽链的部分裂解和肽段混合物的 分离纯化 .....	173
一、氨基酸——蛋白质的构件分子 .....	123	(六) 肽段氨基酸序列的测定 .....	175
(一) 蛋白质的水解 .....	123	(七) 肽段在多肽链中次序的决定 .....	179
(二) $\alpha$ -氨基酸的一般结构 .....	123	(八) 二硫桥位置的确定 .....	179
二、氨基酸的分类 .....	124	(九) 蛋白质测序举例 .....	180
(一) 常见的蛋白质氨基酸 .....	124	(十) 蛋白质序列数据库 .....	181
(二) 不常见的蛋白质氨基酸 .....	128	四、蛋白质的氨基酸序列与生物功能 .....	181
(三) 非蛋白质氨基酸 .....	129	(一) 同源蛋白质的物种差异与生物进化 .....	181
三、氨基酸的酸碱化学 .....	129	(二) 同源蛋白质具有共同的进化起源 .....	184
(一) 氨基酸的兼性离子形式 .....	130	(三) 血液凝固与氨基酸序列的局部断裂 .....	185
(二) 氨基酸的解离 .....	130	五、肽与蛋白质的人工合成 .....	189
(三) 氨基酸的等电点 .....	133	(一) 肽的人工合成 .....	189
(四) 氨基酸的甲醛滴定 .....	135	(二) 胰岛素的人工合成 .....	192
四、氨基酸的化学反应 .....	135	(三) 固相肽合成 .....	192
(一) $\alpha$ -氨基参加的反应 .....	135	提要 .....	194
(二) $\alpha$ -羧基参加的反应 .....	138	习题 .....	194
(三) $\alpha$ -氨基和 $\alpha$ -羧基共同参加的反应 .....	138	主要参考书 .....	196
(四) 侧链 R 基参加的反应 .....	140	<b>第 5 章 蛋白质的三维结构</b> .....	197
五、氨基酸的光学活性和光谱性质 .....	143	一、研究蛋白质构象的方法 .....	197
(一) 氨基酸的光学活性和立体化学 .....	143	(一) X 射线衍射法 .....	197
(二) 氨基酸的光谱性质 .....	145	(二) 研究溶液中蛋白质构象的光谱学方法 .....	198
六、氨基酸混合物的分析分离 .....	148	二、稳定蛋白质三维结构的作用力 .....	201
(一) 分配层析法的一般原理 .....	148	(一) 氢键 .....	202
(二) 分配柱层析 .....	151		

(二) 范德华力(范德华相互作用) .....	202	(三) O <sub>2</sub> 与肌红蛋白的结合 .....	254
(三) 疏水作用(焓效应) .....	203	(四) O <sub>2</sub> 的结合改变肌红蛋白的构象 .....	255
(四) 盐键 .....	204	(五) 肌红蛋白结合氧的定量分析(氧结合曲线) .....	255
(五) 二硫键 .....	204	二、血红蛋白的结构与功能 .....	257
三、多肽主链折叠的空间限制 .....	204	(一) 血红蛋白的结构 .....	257
(一) 酰胺平面与 $\alpha$ -碳原子的二面角( $\phi$ 和 $\psi$ ) .....	204	(二) 氧结合引起的血红蛋白构象变化 .....	259
(二) 可允许的 $\phi$ 和 $\psi$ 值:拉氏构象图 .....	205	(三) 血红蛋白的协同性氧结合(Hb 氧结合曲线) .....	261
四、二级结构:多肽链折叠的规则方式 .....	207	(四) H <sup>+</sup> 、CO <sub>2</sub> 和 BPG 对血红蛋白结合氧的影响 .....	263
(一) $\alpha$ 螺旋 .....	207	三、血红蛋白分子病 .....	266
(二) $\beta$ 折叠片 .....	209	(一) 分子病是遗传的 .....	266
(三) $\beta$ 转角和 $\beta$ 凸起 .....	211	(二) 镰刀状细胞贫血病 .....	266
(四) 无规卷曲 .....	212	(三) 其他血红蛋白病 .....	269
五、纤维状蛋白质 .....	212	(四) 地中海贫血 .....	270
(一) $\alpha$ -角蛋白 .....	212	四、免疫系统和免疫球蛋白 .....	270
(二) 丝心蛋白和其他 $\beta$ -角蛋白: $\beta$ 折叠片 .....	214	(一) 免疫系统 .....	270
蛋白质 .....	214	(二) 免疫系统能识别自我和非我 .....	272
(三) 胶原蛋白:一种三股螺旋 .....	215	(三) 在细胞表面的分子相互作用引发免疫反应 .....	273
(四) 弹性蛋白 .....	218	(四) 免疫球蛋白的结构和类别 .....	275
(五) 肌球蛋白和原肌球蛋白 .....	218	(五) 基于抗体-抗原相互作用的生化分析方法 .....	278
六、超二级结构和结构域 .....	220	五、肌球蛋白丝、肌动蛋白丝与肌肉收缩 .....	279
(一) 超二级结构 .....	220	(一) 肌纤维的结构 .....	280
(二) 结构域 .....	221	(二) 肌原纤维由粗丝和细丝构成 .....	281
七、球状蛋白质与三级结构 .....	224	(三) 骨骼肌的相关蛋白质 .....	282
(一) 球状蛋白质的分类 .....	224	(四) 肌肉收缩的机制:肌丝滑动模型 .....	283
(二) 球状蛋白质三维结构的特征 .....	228	六、蛋白质的结构与功能的进化 .....	285
八、膜蛋白的结构 .....	229	提要 .....	286
(一) 膜内在蛋白 .....	229	习题 .....	287
(二) 脂锚定膜蛋白 .....	231	主要参考书 .....	289
九、蛋白质折叠和结构预测 .....	233	第 7 章 蛋白质的分离、纯化和表征 .....	290
(一) 蛋白质的变性 .....	233	一、蛋白质的酸碱性质 .....	290
(二) 氨基酸序列规定蛋白质的三维结构 .....	234	二、蛋白质分子的大小与形状 .....	291
(三) 蛋白质折叠的热力学 .....	236	(一) 根据化学组成测定最低相对分子质量 .....	291
(四) 蛋白质折叠的动力学 .....	237	(二) 渗透压法测定相对分子质量 .....	292
(五) 蛋白质结构的预测 .....	239	(三) 蛋白质的扩散和扩散系数 .....	293
十、亚基缔合和四级结构 .....	242	(四) 沉降分析法测定相对分子质量 .....	294
(一) 有关四级结构的一些概念 .....	242	(五) 凝胶过滤法测定相对分子质量 .....	297
(二) 四级缔合的驱动力 .....	243	(六) SDS 聚丙烯酰胺凝胶电泳法测定相对分子 .....	298
(三) 亚基相互作用的方式 .....	243	质量 .....	298
(四) 四级结构的对称性 .....	246	(七) 蛋白质分子的形状 .....	298
(五) 四级缔合在结构和功能上的优越性 .....	247	三、蛋白质的胶体性质与蛋白质的沉淀 .....	299
提要 .....	248	(一) 蛋白质的胶体性质 .....	299
习题 .....	249	(二) 蛋白质的沉淀 .....	300
主要参考书 .....	250	四、蛋白质分离纯化的一般原则 .....	300
第 6 章 蛋白质结构与功能的关系 .....	252	五、蛋白质的分离纯化方法 .....	301
一、肌红蛋白的结构与功能 .....	252	(一) 根据分子大小不同的纯化方法 .....	301
(一) 肌红蛋白的三级结构 .....	252	(二) 利用溶解度差别的纯化方法 .....	304
(二) 辅基血红素 .....	253		

(三) 根据电荷不同的纯化方法 .....	307	二、底物浓度对酶反应速率的影响 .....	355
(四) 利用选择性吸附的纯化方法 .....	312	(一) 中间络合物学说 .....	355
(五) 利用对配体的特异生物学亲和力的纯化 方法 .....	313	(二) 酶促反应的动力学方程式 .....	356
(六) 高效液相层析和快速蛋白液相层析 .....	314	(三) 多底物的酶促反应动力学 .....	363
六、蛋白质的含量测定与纯度鉴定 .....	315	三、酶的抑制作用 .....	368
(一) 蛋白质含量测定 .....	315	(一) 抑制程度的表示方法 .....	368
(二) 蛋白质纯度鉴定 .....	316	(二) 抑制作用的类型 .....	368
提要 .....	316	(三) 可逆抑制作用和不可逆抑制作用的鉴别 .....	369
习题 .....	317	(四) 可逆抑制作用动力学 .....	370
主要参考书 .....	317	(五) 一些重要的抑制剂 .....	373
<b>第 8 章 酶通论</b> .....	319	四、温度对酶反应的影响 .....	378
一、酶催化作用的特点 .....	320	五、pH 对酶反应的影响 .....	379
(一) 酶和一般催化剂的比较 .....	320	六、激活剂对酶反应的影响 .....	380
(二) 酶作为生物催化剂的特点 .....	320	提要 .....	380
二、酶的化学本质及其组成 .....	323	习题 .....	381
(一) 酶的化学本质 .....	323	主要参考书 .....	383
(二) 酶的化学组成 .....	323	<b>第 10 章 酶的作用机制和酶的调节</b> .....	384
(三) 单体酶、寡聚酶、多酶复合体 .....	325	一、酶的活性部位 .....	384
三、酶的命名和分类 .....	326	(一) 酶活性部位的特点 .....	384
(一) 习惯命名法 .....	326	(二) 研究酶活性部位的方法 .....	385
(二) 国际系统命名法 .....	326	二、酶催化反应的独特性质 .....	387
(三) 国际系统分类法及酶的编号 .....	327	三、影响酶催化效率的有关因素 .....	388
(四) 六大类酶的特征和举例 .....	329	(一) 底物和酶的邻近效应 (approximation, proximity) 与定向效应 (orientation) .....	388
四、酶的专一性 .....	332	(二) 底物的形变 (distortion) 和诱导契合 (induced fit) .....	389
(一) 酶的专一性 .....	332	(三) 酸碱催化 (acid-base catalysis) .....	390
(二) 关于酶作用专一性的假说 .....	334	(四) 共价催化 (covalent catalysis) .....	392
五、酶的活力测定和分离纯化 .....	335	(五) 金属离子催化 .....	393
(一) 酶活力的测定 .....	335	(六) 多元催化和协同效应 .....	394
(二) 酶的分离和纯化 .....	337	(七) 活性部位微环境的影响 .....	394
六、核酶 .....	339	四、酶催化反应机制的实例 .....	394
(一) 核酶 (ribozyme) 的概念 .....	339	(一) 溶菌酶 (lysozyme) .....	394
(二) 核酶的种类 .....	341	(二) 胰核糖核酸酶 A (pancreatic ribonuclease A, RNase A) .....	399
(三) 核酶的研究意义及应用前景 .....	342	(三) 羧肽酶 A (carboxypeptidase A) .....	402
七、抗体酶 .....	343	(四) 丝氨酸蛋白酶 (serine proteases) .....	405
八、酶工程简介 .....	344	(五) 天冬氨酸蛋白酶 (aspartic proteases) .....	411
(一) 化学酶工程 .....	345	五、酶活性的调节控制 .....	413
(二) 生物酶工程 .....	346	(一) 别构调控 (allosteric regulation) .....	413
提要 .....	348	(二) 酶原的激活 .....	421
习题 .....	348	(三) 可逆的共价修饰 (reversible covalent modification) .....	424
主要参考书 .....	349	六、同工酶 .....	428
<b>第 9 章 酶促反应动力学</b> .....	351	提要 .....	429
一、化学动力学基础 .....	351	习题 .....	430
(一) 反应速率及其测定 .....	351	主要参考书 .....	431
(二) 反应分子数和反应级数 .....	352		
(三) 各级反应的特征 .....	353		

<b>第 11 章 维生素与辅酶</b> .....	433	主要参考书 .....	477
一、维生素概论 .....	433	<b>第 13 章 核酸的结构</b> .....	478
(一) 维生素的概念 .....	433	一、核苷酸 .....	478
(二) 维生素的发现 .....	433	(一) 碱基 .....	478
(三) 维生素的分类和辅酶的关系 .....	433	(二) 核苷 .....	480
二、脂溶性维生素 .....	434	(三) 核苷酸 .....	481
(一) 维生素 A .....	434	二、核酸的共价结构 .....	482
(二) 维生素 D .....	437	(一) 核酸中核苷酸的连接方式 .....	482
(三) 维生素 E .....	438	(二) DNA 的一级结构 .....	482
(四) 维生素 K .....	439	(三) RNA 的一级结构 .....	483
三、水溶性维生素 .....	440	三、DNA 的高级结构 .....	485
(一) 维生素 B <sub>1</sub> 和硫胺素焦磷酸 .....	441	(一) DNA 碱基组成的 Chargaff 规则 .....	485
(二) 维生素 PP 和烟酰胺辅酶 .....	443	(二) DNA 的二级结构 .....	486
(三) 维生素 B <sub>2</sub> 和黄素辅酶 .....	445	(三) DNA 的三级结构 .....	490
(四) 泛酸和辅酶 A .....	447	(四) DNA 与蛋白质复合物的结构 .....	492
(五) 维生素 B <sub>6</sub> 和磷酸吡哆醛、磷酸吡哆胺 .....	449	四、RNA 的高级结构 .....	496
(六) 维生素 B <sub>12</sub> (氰钴胺素)及其辅酶 .....	450	(一) tRNA 的高级结构 .....	496
(七) 生物素 .....	454	(二) rRNA 的高级结构 .....	497
(八) 叶酸和四氢叶酸 .....	456	(三) 其他 RNA 的高级结构 .....	498
(九) 硫辛酸 .....	459	提要 .....	499
(十) 维生素 C .....	461	习题 .....	500
四、作为辅酶的金属离子 .....	464	主要参考书 .....	500
(一) 概论 .....	464	<b>第 14 章 核酸的物理化学性质</b> .....	502
(二) 金属酶类与金属激活酶类 .....	465	一、核酸的水解 .....	502
(三) 含铁酶类 .....	466	(一) 酸水解 .....	502
(四) 含铜酶类 .....	466	(二) 碱水解 .....	502
(五) 含锌酶类 .....	466	(三) 酶水解 .....	503
(六) 其他金属酶类 .....	467	二、核酸的酸碱性质 .....	504
提要 .....	467	三、核酸的紫外吸收 .....	507
习题 .....	468	四、核酸的变性、复性及杂交 .....	508
主要参考书 .....	469	(一) 变性 .....	508
<b>第 12 章 核酸通论</b> .....	470	(二) 复性 .....	509
一、核酸的发现和研究的简史 .....	470	(三) 核酸的杂交 .....	510
(一) 核酸的发现 .....	470	提要 .....	511
(二) 核酸的早期研究 .....	470	习题 .....	511
(三) DNA 双螺旋结构模型的建立 .....	471	主要参考书 .....	511
(四) 生物技术的兴起 .....	472	<b>第 15 章 核酸的研究方法</b> .....	513
(五) 人类基因组计划开辟了生命科学新纪元 .....	472	一、核酸的分离、提纯和定量测定 .....	513
二、核酸的种类和分布 .....	473	(一) DNA 的分离 .....	513
(一) 脱氧核糖核酸(DNA) .....	473	(二) RNA 的分离 .....	513
(二) 核糖核酸(RNA) .....	474	(三) 核酸含量的测定法 .....	514
三、核酸的生物功能 .....	475	二、核酸的超速离心 .....	515
(一) DNA 是主要的遗传物质 .....	475	三、核酸的凝胶电泳 .....	516
(二) RNA 参与蛋白质的生物合成 .....	476	(一) 琼脂糖凝胶电泳 .....	516
(三) RNA 功能的多样性 .....	476	(二) 聚丙烯酰胺凝胶电泳 .....	517
提要 .....	476	四、核酸的核苷酸序列测定 .....	517
习题 .....	477		

(一) DNA 的酶法测序 .....	517	(一) 耐药菌产生导致抗生素失效的酶 .....	547
(二) DNA 的化学法测序 .....	518	(二) 耐药菌改变对抗生素敏感的部位 .....	547
(三) RNA 的测序 .....	519	(三) 耐药菌降低细胞透过抗生素的能力 .....	548
五、DNA 聚合酶链反应(PCR) .....	519	提要 .....	548
六、DNA 的化学合成 .....	520	习题 .....	549
提要 .....	521	主要参考书 .....	549
习题 .....	522	<b>第 17 章 激素</b> .....	550
主要参考书 .....	522	一、概述 .....	550
<b>第 16 章 抗生素</b> .....	523	(一) 激素的分泌 .....	550
一、抗生素的概况 .....	523	(二) 激素的化学本质 .....	553
(一) 抗生素的定义 .....	523	二、激素的合成与分泌 .....	554
(二) 拮抗作用与抗生素的发现 .....	523	(一) 多肽激素合成后储存于分泌囊中 .....	554
(三) 抗生素的抗菌性能 .....	524	(二) 甲状腺激素和肾上腺激素是氨基酸衍生物 .....	555
(四) 新抗生素的寻找 .....	524	(三) 固醇类激素源自胆固醇 .....	556
二、一些重要抗生素的化学和医疗特性 .....	525	(四) 脂肪族激素——前列腺素 .....	556
(一) 青霉素 .....	525	三、重要激素举例 .....	558
(二) 链霉素 .....	527	(一) 氨基酸衍生物激素 .....	558
(三) 氨基环醇类抗生素 .....	528	(二) 重要多肽类激素 .....	558
(四) 氯霉素 .....	529	(三) 重要固醇类激素 .....	565
(五) 四环素族抗生素 .....	530	(四) 脂肪族激素 .....	569
(六) 红霉素 .....	531	四、激素的作用机制研究 .....	570
(七) 多肽类抗生素 .....	531	(一) 膜受体通过腺苷酸环化酶作用途径 .....	571
(八) 创新霉素 .....	532	(二) 钙及肌醇三磷酸作用途径 .....	574
(九) 利福霉素类抗生素 .....	532	(三) 受体的酪氨酸激酶途径 .....	577
(十) 灰黄霉素 .....	533	(四) 固醇类激素受体调节基因转录速度 .....	580
(十一) 制霉菌素 .....	534	五、激素分泌的调节 .....	582
三、抗肿瘤抗生素的探索 .....	534	(一) 上级内分泌腺对下级内分泌腺的调节， 神经系统与内分泌的关系 .....	582
(一) 自力霉素 .....	535	(二) 负反馈作用 .....	583
(二) 放线菌素 K .....	535	(三) 酶的分步剪裁调控 .....	583
(三) 争光霉素 .....	535	(四) 多元调控 .....	583
(四) 光辉霉素 .....	537	六、植物激素 .....	583
四、抗生素在农业中的应用 .....	537	(一) 植物生长素 .....	584
(一) 灭瘟素 .....	538	(二) 赤霉素 .....	584
(二) 春雷霉素 .....	538	(三) 细胞分裂素 .....	584
(三) 放线酮 .....	538	(四) 脱落酸 .....	585
(四) 多氧菌素 .....	539	(五) 乙烯 .....	585
(五) 日光霉素 .....	540	七、昆虫激素 .....	585
(六) 四抗生索 .....	540	(一) 昆虫的内激素 .....	585
(七) 有效霉素 .....	540	(二) 昆虫的外激素 .....	586
(八) 奥弗麦菌素 .....	541	提要 .....	586
五、抗生素的抗菌作用机制 .....	542	习题 .....	588
(一) 抑制核酸的合成 .....	542	主要参考书 .....	588
(二) 抑制蛋白质的合成 .....	543	<b>第 18 章 生物膜的组成与结构</b> .....	589
(三) 改变细胞膜的通透性 .....	544	一、生物膜的组成和性质 .....	589
(四) 干扰细胞壁的形成 .....	545	(一) 膜脂 .....	589
(五) 作用于能量代谢系统或作为抗代谢物 .....	546		
六、细菌对抗生素耐药性的生物化学机制 .....	546		

---

(二) 膜蛋白 .....	593	(四) 膜蛋白的三维结构 .....	600
(三) 糖类 .....	595	提 要 .....	604
二、生物膜的分子结构 .....	595	习 题 .....	604
(一) 生物膜中分子间作用力 .....	595	主要参考书 .....	605
(二) 生物膜结构的几个主要特征 .....	596	索引 .....	606
(三) 生物膜分子结构的模型 .....	599		

# 第 1 章 糖 类

糖类(carbohydrate)是四大类生物大分子之一。另外三大类是脂质、蛋白质和核酸,它们将在后面各章讨论。本章讨论糖的化学,包括糖的分类、结构、性质和分析方法,并涉及部分生物学功能。

## 一、引 言

### (一) 糖类的存在与来源

糖类广泛地存在于生物界,特别是植物界。糖类物质按干重计占植物的 85%~90%,占细菌的 10%~30%,动物的小于 2%。动物体内糖的含量虽然不多,但其生命活动所需能量主要来源于糖类。

糖类物质是地球上数量最多的一类有机化合物。地球的生物量(biomass)干重的 50%以上是由葡萄糖的聚合物构成的。地球上糖类物质的根本来源是绿色细胞进行的光合作用。关于光合作用将在下册第 27 章专题讨论。

### (二) 糖类的生物学作用

糖类是细胞中非常重要的一类有机化合物。概括起来主要有以下几个方面:

#### 1. 作为生物体的结构成分

植物的根、茎、叶含有大量的纤维素、半纤维素和果胶物质等,这些物质构成植物细胞壁的主要成分。属于杂多糖的肽聚糖是细菌细胞壁的结构多糖。昆虫和甲壳类的外骨骼也是一种糖类物质,称壳多糖。

#### 2. 作为生物体内的主要能源物质

糖在生物体内(或细胞内)通过生物氧化释放出能量,供生命活动的需要。生物体内作为能源贮存的糖类有淀粉、糖原等。

#### 3. 在生物体内转变为其他物质

有些糖是重要的中间代谢物,糖类物质通过这些中间物为合成其他生物分子如氨基酸、核苷酸、脂肪酸等提供碳骨架。

#### 4. 作为细胞识别的信息分子

糖蛋白是一类在生物体内分布极广的复合糖。它们的糖链可能起着信息分子的作用,早在血型物质的研究中就有了一定的认识。随着分离分析技术和分子生物学的发展,近 10 多年来对糖蛋白和糖脂中的糖链结构和功能有了更深的了解。发现细胞识别包括粘着、接触抑制和归巢行为,免疫保护(抗原与抗体),代谢调控(激素与受体),受精机制,形态发生、发育、癌变、衰老、器官移植等,都与糖蛋白的糖链有关,并因此出现了一门新的学科,称糖生物学(glycobiology)。

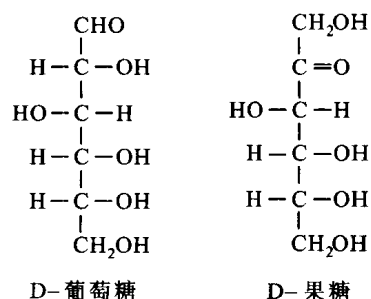
### (三) 糖类的元素组成和化学本质

大多数糖类物质只由碳、氢、氧三种元素组成,其实验式为 $(\text{CH}_2\text{O})_n$ 或 $\text{C}_n(\text{H}_2\text{O})_m$ 。其中氢和氧的原子数比例是 2:1,犹如水分子中 H 和 O 之比,因此过去曾误认为这类物质是碳(carbon)的水合物(hydrate),碳水化合物(carbohydrate)也因之而得名。但后来发现有些糖,如鼠李糖( $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_5$ )和脱氧核糖( $\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_4$ )等,它们的分子中 H、O 原子数之比并非 2:1,而一些非糖物质,如甲醛( $\text{CH}_2\text{O}$ ),乙酸( $\text{C}_2\text{H}_4\text{O}_2$ )和乳酸( $\text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3$ )等,它们的分子中 H、O 之比却都是 2:1,所以“碳水化合物”这一名称并不恰当。为此,1927 年国际化学名词重审委员会曾建议用“糖族(glucide)”一词以代替“碳水化合物”。但由于此名称沿用已久,至今西文中仍广泛使用它。英文中 carbohydrate 是糖类物质的总称,较简单的糖类物质常称为



sugar 或 saccharide(拉丁文, saccharum 即 sugar)。saccharide 一词常被冠以词头, 用作糖的类别名称, 如 monosaccharide(单糖), polysaccharide(多糖)等。汉文中“糖类”和“碳水化合物”两词通用, 但以前者为多。

糖从化学角度看, 它们是多羟基的醛或多羟基的酮。大家熟悉的简单糖如葡萄糖和果糖, 它们具有下面的结构式:



葡萄糖含 6 个碳原子、5 个羟基和 1 个醛基, 称己醛糖, 果糖含 6 个碳原子、5 个羟基和 1 个酮基, 称己酮糖。淀粉和纤维素也属于糖类, 它们是由多个葡萄糖分子缩合而成的聚合物。此外, 像 *N*-乙酰葡萄糖胺, 果糖-1,6-二磷酸这样一些糖的衍生物也归入糖类。因此从其化学本质给糖类下一个定义: 糖类是多羟基醛、多羟基酮或其衍生物, 或水解时能产生这些化合物的物质。

#### (四) 糖的命名与分类

个别糖的命名, 多数是根据糖的来源给予一个通俗名称, 如葡萄糖、果糖、蔗糖、乳糖、棉子糖和壳多糖等。

糖类物质根据它们的聚合度分类如下:

##### 1. 单糖(monosaccharide)

单糖是不能被水解成更小分子的糖类, 也称简单糖, 如葡萄糖、果糖和核糖等。

##### 2. 寡糖(oligosaccharide)

寡糖包括的类别很多, 双糖或称二糖(disaccharide), 水解时生成 2 分子单糖, 如麦芽糖、蔗糖等; 三糖(trisaccharide), 水解时产生 3 分子单糖, 如棉子糖; 以及四糖(tetrasaccharide), 五糖(pentasaccharide)和六糖(hexasaccharide)等。

##### 3. 多糖(polysaccharide)

多糖是水解时产生 20 个以上单糖分子的糖类。包括:

- (1) 同多糖(homopolysaccharide) 水解时只产生一种单糖或单糖衍生物, 如糖原、淀粉、壳多糖等。
- (2) 杂多糖(heteropolysaccharide) 水解时产生一种以上的单糖或/和单糖衍生物, 如透明质酸、半纤维素等。

糖类与蛋白质、脂质等生物分子形成的共价结合物如糖蛋白、蛋白聚糖和糖脂等, 总称复合糖或糖复合物(glycoconjugate)。

单糖可根据分子中含醛基还是酮基分为醛糖(aldose)和酮糖(ketose), 实验式常写为  $(\text{CH}_2\text{O})_n$ 。自然界中最小的单糖  $n=3$ , 最大的, 一般  $n=7$ 。依据分子中所含的碳原子数目(3~7)分别称为三碳糖或称丙糖(triose), 四碳糖或丁糖(tetrose), 五碳糖或戊糖(pentose), 六碳糖或己糖(hexose)和七碳糖或庚糖(heptose)。有时碳原子数目和含羰基的类型结合起来命名, 例如己醛糖、庚酮糖等。

## 二、旋光异构

### (一) 有关旋光异构的几个概念

旋光异构[现象]在生物分子中普遍存在, 并具有重要的生物学意义。在讲述单糖结构与性质之前, 先