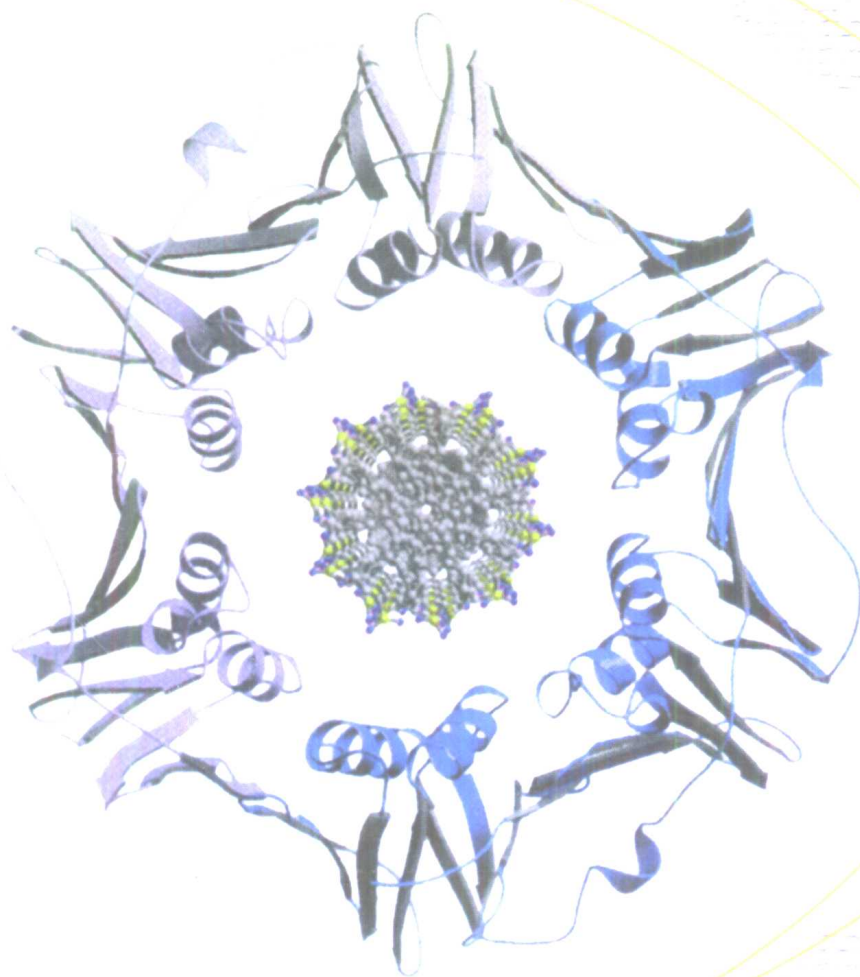




高等学校教材

现代生物化学

于自然 黄熙泰 主编



化学工业出版社

教材出版中心

高等学校教材

现代生物化学

于自然 黄熙泰 主编

化学工业出版社
教材出版中心
·北京·

12 661

(京) 新登字 039 号

图书在版编目(CIP)数据

现代生物化学/于自然, 黄熙泰主编. —北京: 化学工业出版社, 2001.9
高等学校教材
ISBN 7-5025-3047-9

I. 现… II. 于… 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 (2001) 第 061514 号

高等学校教材

现代生物化学

于自然 黄熙泰 主编

责任编辑: 何曙霓

责任校对: 马燕珠

*

化学工业出版社

教材出版中心 出版发行

(北京市朝阳区惠新里 3 号 邮政编码 100029)

发行电话: (010) 64918013

[http:// www.cip.com.cn](http://www.cip.com.cn)

*

新华书店北京发行所经销

北京云浩印刷厂印刷

三河市东柳装订厂装订

开本 787×1092 毫米 1/16 印张 28 字数 693 千字

2001 年 9 月第 1 版 2001 年 9 月北京第 1 次印刷

印 数: 1—4000

ISBN 7-5025-3047-9/G·770

定 价: 39.00 元

版权所有 违者必究

该书如有缺页、倒页、脱页者, 本社发行部负责退换

主 编：于自然 黄熙泰

副主编：李翠凤 马宝全 郭宏杰

编 委

张自立（南开大学生命科学院教授，博士生导师）

尚克进（南开大学生命科学院教授）

冯小品（南开大学生命科学院研究员）

王兆敏（天津大学药物科学与技术学院）

刁虎欣（南开大学生命科学院教授，生命科学院实验教学部主任）

刘 芳（南开大学生命科学院教授，生命科学院副院长）

前 言

生物化学是一门研究生命现象的化学本质的学科。其目标是在分子水平上探讨构成生物体的基本物质（如糖、脂、蛋白质、核酸、酶、维生素和激素等）的结构、性质和功能，这些物质在生物体内的代谢规律及其与复杂的生命现象如生长、生殖、衰老、运动、免疫等之间的关系。

19 世纪末和 20 世纪初，在有机化学和生理学研究的基础上，生物化学才逐渐发展成为一门独立的学科。虽然，生物化学与有机化学、生理学、物理化学、分析化学等有着密切的联系，但是作为一门独立的学科，生物化学本身具有独特的研究对象和研究方法。

生物化学既是各门生物学科的基础，又是现代生物学中发展最快的一门前沿学科。细胞生物学、遗传学、微生物学、免疫学、病毒学、进化论甚至分类学的研究都离不开生物化学的理论和方法。生物化学又是临床医学、药学与制药工程、食品和营养等学科的基础。它与人类的健康，疾病的诊断与治疗，工农业生产及国防建设等密切相关。

1953 年，Watson 和 Crick 建立了 DNA 分子的双螺旋结构模型，从此生命科学揭开历史新的一页。DNA 的复制与修复、RNA 和蛋白质的生物合成、遗传密码的破译等知识极大地丰富了生物化学的理论和实践。同时，人们也不断依靠对生物大分子——蛋白质、核酸和酶的结构与功能关系的新的认识来充实和促进生物化学的发展；而生物化学研究成果的不断积累，又为分子生物学的发展奠定了坚实的基础。一个最明显的例子是分子生物学的关键技术——重组 DNA 技术就是在两个关键的工具酶，DNA 限制性内切酶和 DNA 连接酶的发现之后诞生的。由于 DNA 重组技术的出现，使生命科学出现了革命性变化，从此生命现象和生命过程的研究开始全面进入分子水平。

经典生物化学一般是从分离纯化一种生物物质开始，进而研究这种物质的结构和功能。它很难准确了解这些物质在整个机体中的作用。现代生物化学则借助分子生物学的理论和手段，从基因水平全面了解蛋白质的结构，确定它们在生物体的生长发育、生殖、衰老等过程中的作用。使生物化学研究变得更加彻底、更加多元化、更加丰富多彩了。

由于人类基因组工程的接近完成，一批模型生物基因组 DNA 序列的完全了解，生命科学已进入后基因组时代，即功能基因组时代或蛋白质组（proteome）时代，一个生命过程的网络结构正逐渐清晰地呈现在人们面前。《现代生物化学》一书将为广大读者提供一本全新的生物化学教材，以适应 21 世纪生命科学及其相关学科发展的需要。

本书共分 16 章，包括氨基酸和蛋白质化学、核酸和核苷酸、酶化学、维生素与辅酶、激素及其作用机理、糖类及其代谢、脂类代谢、氨基酸代谢、DNA 的复制与修复、RNA 的代谢、蛋白质的生物合成与修饰、DNA 重组技术、基因表达的调节控制等。书中基本概念论述准确，深度适中，紧紧扣住生物化学的基本内容，又力求反映生物化学研究的新成果、新进展、新的研究手段和方法，以达到拓宽基础、开拓视野、加强对学生的科学素养和能力培养之目的。

本书适合作为综合性大学及师范院校生命科学院各专业学生共同的生物化学基础课教材，也可作为与生命科学相关的学科，如化学、医学、农学、发酵工程、药学、制药工程、

营养与食品科学、环境科学和生物物理等专业学生学习生物化学课程的教材或参考书。近年来，遗传信息及其传递部分的研究新成果甚多，本书在第十二章~第十五章里作了较为详细的介绍，可供生化及分子生物学专业的学生及对该部分感兴趣的读者参考。

本书编写过程中，受到兄弟院校同行、南开大学生命科学院各级领导和同事以及化学工业出版社的鼓励和支持，在此表示由衷的感谢。21 世纪将是科学技术飞速发展的世纪，作为高新科技基础和前沿的生命科学，生物化学等也将有新的突破和发展。由于学科本身每年都会有大量新的研究成果涌现，加上编者水平、经验有限，书中难免会有不当之处，敬请广大读者批评指正。

编者

2001 年 5 月

目 录

第一章 蛋白质化学	1
第一节 通论	1
一、蛋白质的化学概念	1
二、蛋白质的分类	1
三、蛋白质的元素组成	4
第二节 蛋白质的组成单位氨基酸	5
一、氨基酸的一般结构特征	5
二、氨基酸的分类和结构	5
三、蛋白质中不常见的氨基酸	6
四、非蛋白质氨基酸(天然氨基酸)	7
五、D-氨基酸研究进展	8
六、氨基酸的一般性质	8
七、氨基酸的化学性质	8
第三节 蛋白质的结构	13
一、蛋白质的一级结构	13
二、蛋白质的二级结构	19
三、纤维状蛋白质的结构	24
四、超二级结构和结构域	27
五、球状蛋白质的三级结构	28
六、蛋白质的四级结构	31
第四节 蛋白质的结构与功能	32
一、蛋白质的一级结构决定其高级结构	32
二、蛋白质的一级结构与功能	33
三、蛋白质的空间结构与功能	35
第五节 蛋白质的性质	45
一、蛋白质的胶体性质	45
二、两性性质和等电点	46
三、蛋白质的变性作用与复性	47
四、蛋白质的沉淀作用	47
五、蛋白质的沉降作用	48
第六节 蛋白质的分离纯化和测定	49
一、蛋白质分离纯化的一般原则	49
二、分离纯化的主要方法	50
三、蛋白质分子量的测定	53
四、蛋白质纯度的鉴别标准	55

五、蛋白质含量的测定	56
提要	56
生化基本题型举例	57
第二章 核苷酸和核酸	59
第一节 碱基、核苷和核苷酸	59
一、碱基、核苷和核苷酸	59
二、核苷酸的生物学功能	62
第二节 磷酸二酯键与多核苷酸	63
第三节 碱基的性质影响核酸结构	65
第四节 DNA 结构	67
一、DNA 储存遗传信息的证实	67
二、各物种 DNA 有着独特的碱基组成	68
三、Watson-Crick DNA 双螺旋结构	69
四、DNA 存在不同的三维结构形式	71
五、与 DNA 碱基顺序相关的特殊结构	72
第五节 RNA 的种类和结构	74
一、信使 RNA	74
二、有着更复杂结构的 RNA	75
第六节 核酸的变性、复性和杂交	78
一、DNA 的变性与复性	78
二、DNA 的溶解温度	79
三、核酸的杂交及应用	80
第七节 核酸的化学反应和酶法修饰	80
一、核酸的化学反应	80
二、DNA 的酶法甲基化	83
第八节 核酸酶和 DNA 限制性内切酶	84
一、核酸的酶法水解与核酸酶的分类	84
二、核酸酶的特异性	84
三、限制性内切酶（限制酶）	85
四、限制片段的长度和限制图	85
第九节 DNA 一级结构测定与 DNA 的化学合成	88
一、DNA 碱基顺序的测定	88
二、DNA 的化学合成	88
第十节 基因和基因组	91
一、天然 DNA 分子的大小与顺序特征	91
二、基因与顺反子	93
三、染色体 DNA 的碱基顺序特征	95
第十一节 DNA 超螺旋和染色体结构	96
一、DNA 的拓扑学结构	96
二、DNA 在体内的包装	102

提要	105
思考题	107
第三章 酶化学	110
第一节 通论	110
一、酶是生物催化剂	110
二、酶催化的特征	110
第二节 酶的分类和命名	112
一、酶的命名	112
二、酶的国际系统分类法	113
三、酶的组成分类	114
第三节 酶催化作用的结构基础和高效催化的策略	115
一、酶分子结构的特征	115
二、酶原及酶原的激活	119
三、酶高效催化的策略	121
第四节 酶促反应的动力学	129
一、酶浓度的影响	129
二、底物浓度对反应速度的影响	129
三、温度对酶促反应速度的影响	133
四、pH 的影响	133
五、激活剂的影响	134
六、抑制剂的影响	134
七、过渡态类似物是酶的一种潜在抑制剂	137
第五节 重要的酶类	138
一、多酶体系	138
二、别构酶	138
三、共价调节酶	142
四、同工酶	144
五、固定化酶	145
第六节 酶的分离纯化和活力测定	146
一、酶分离纯化的一般原则	146
二、酶的活力与测定	146
三、回收率和纯化倍数	149
提要	149
思考题	150
第四章 维生素与辅酶	152
第一节 维生素的概念与分类	152
一、维生素的一般概念和重要性	152
二、维生素的命名和分类	152
第二节 重要的脂溶性维生素	153
一、维生素 A 及维生素 A 原	153

二、维生素 D 及维生素 D 原	154
三、维生素 K	155
四、维生素 E	156
第三节 重要的水溶性维生素	157
一、维生素 C	157
二、维生素 B ₁ 和焦磷酸硫胺素	158
三、维生素 B ₂ (VB ₂) 和 FMN、FAD	159
四、泛酸与辅酶 A	160
五、烟酸、烟酰胺和 NAD、NADP	161
六、维生素 B ₆ 及其辅酶	162
七、生物素	163
八、叶酸和四氢叶酸	163
九、维生素 B ₁₂ 和 B ₁₂ 辅酶	164
十、硫辛酸	165
提要	165
思考题	166
第五章 激素化学	167
第一节 激素的概念与分类	167
一、激素的一般概念	167
二、激素的分类	168
第二节 重要的动物激素	168
一、下丘脑激素	168
二、垂体激素	169
三、甲状腺激素	171
四、胰腺激素	172
五、肾上腺激素	173
六、性激素	174
七、前列腺素	175
第三节 激素的调控体系	175
一、下丘脑承上启下的调节	175
二、反馈调节	176
三、多元调控	176
第四节 激素的作用原理	177
一、受体及其特征	177
二、质膜激素受体的信息传递	178
三、甾体激素的作用机制	180
第五节 昆虫激素	181
第六节 植物激素	182
提要	182
思考题	182

第六章 代谢引论	183
第一节 通论	183
一、新陈代谢的一般概念.....	183
二、同化作用和异化作用.....	183
三、中间代谢.....	184
四、呼吸商.....	184
五、代谢库(池).....	184
第二节 新陈代谢研究方法	185
一、同位素示踪法.....	185
二、酶抑制剂和拮抗物的应用.....	185
三、整体水平的代谢研究.....	185
四、器官水平代谢研究.....	185
五、细胞、亚细胞水平的代谢研究.....	185
思考题	185
第七章 糖与糖代谢	187
第一节 糖类化学	187
一、糖的分类.....	187
二、单糖的命名.....	187
三、单糖的立体结构.....	189
四、重要的单糖衍生物.....	190
五、单糖的主要化学性质.....	191
六、寡糖的化学.....	192
七、多糖化学.....	193
第二节 糖的分解代谢	195
一、糖的消化与吸收.....	196
二、糖的无氧代谢.....	196
三、糖有氧氧化的一般途径.....	200
四、乙醛酸循环途径.....	203
五、磷酸戊糖途径.....	203
第三节 糖的合成代谢	205
一、糖原的合成.....	205
二、糖异生作用.....	206
三、蔗糖的合成.....	208
四、淀粉的合成.....	208
第四节 糖代谢的调节	209
一、血糖浓度的调节.....	209
二、糖酵解途径的调节.....	210
三、三羧酸循环的调节.....	211
四、磷酸戊糖途径的调节.....	212
五、糖异生作用的调节.....	212

提要	212
思考题	213
第八章 生物氧化	214
第一节 生物能学的基本概念	214
一、能量的性质	214
二、能量的守恒与转化	214
三、ATP 是生物体中自由能的流通货币	216
四、关于生物化学中能量变化的一些规定	217
第二节 线粒体氧化体系	218
一、生物氧化中 CO_2 生成的方式	218
二、呼吸链	218
三、线粒体外 NADH_2 的氧化	229
提要	230
思考题	230
第九章 脂类代谢	231
第一节 概述	231
一、脂类的一般概念	231
二、脂肪的消化和吸收	231
第二节 脂肪的分解代谢	232
一、体内甘油三酯的分解	232
二、甘油的代谢	233
三、脂肪酸的分解代谢	233
四、酮体的代谢	238
第三节 脂肪的合成代谢	239
一、脂肪酸的生物合成	239
二、甘油三酯(脂肪)的合成	241
第四节 磷脂和鞘脂的代谢	242
一、磷脂的代谢	242
二、鞘脂的代谢	244
第五节 胆固醇的代谢	245
一、胆固醇的生物合成	246
二、胆固醇的去路	247
提要	249
思考题	250
第十章 氨基酸的代谢	252
第一节 蛋白质的消化与氮平衡	252
第二节 氨基酸的分解代谢	253
一、氨基酸分解的基本反应	253
二、氨基氮的排泄	256
第三节 氨基酸的生物合成	265

一、氨基酸的生物合成	265
二、几种氨基酸合成的简单途径	266
三、氨基酸生物合成途径中的反馈调节	266
提要	268
思考题	268
第十一章 核苷酸代谢	269
第一节 核酸和核苷酸的分解代谢	269
一、嘌呤碱的分解代谢	269
二、嘧啶碱的分解代谢	272
第二节 核苷酸的合成代谢	272
一、嘌呤核苷酸的生物合成	272
二、嘧啶核苷酸的生物合成	276
三、脱氧核糖核苷酸的生物合成	279
提要	281
思考题	282
第十二章 DNA 的复制、修复和重组	283
第一节 DNA 的代谢	283
一、DNA 代谢包括 DNA 复制、修复和重组	283
二、大肠杆菌遗传图	284
第二节 DNA 复制的一般规律	285
一、关于模板的概念	285
二、DNA 复制是半保留的	286
三、DNA 复制的起始点和方向	286
四、DNA 的复制是半不连续的	288
第三节 DNA 聚合酶	288
一、DNA 是由 DNA 聚合酶催化合成的	288
二、DNA 聚合酶催化 DNA 合成的精确性	289
三、大肠杆菌的三种 DNA 聚合酶	290
四、DNA 复制需要许多酶和蛋白质因子	291
第四节 细胞 DNA 复制的阶段性的	292
一、DNA 复制的起始	292
二、DNA 复制的延长阶段	294
三、复制终止过程	296
四、真核细胞 DNA 的复制	297
第五节 DNA 修复	298
一、突变导致肿瘤发生	298
二、错配修复	299
三、碱基切割修复	301
四、核苷酸切割修复	303
五、直接修复	303

六、重组修复与差错倾向修复	303
第六节 体内 DNA 重组过程	304
一、同源遗传重组有着多重的功能	305
二、重组需要特殊的酶	306
三、同源重组是 DNA 修复的重要途径	307
第七节 位点特异遗传重组	308
一、可转座遗传因子可从一个座位转移到另一座位	311
二、免疫球蛋白基因的重组	311
提要	313
思考题	314
第十三章 RNA 的代谢	316
第一节 依赖 DNA 的 RNA 合成	316
一、RNA 是由 RNA 聚合酶合成的	316
二、模板链与非模板链	318
第二节 足迹法与启动子	319
第三节 RNA 合成的终止	321
第四节 真核生物细胞核 RNA 聚合酶	322
一、RNA 聚合酶 II 需要许多其他蛋白质因子	322
二、RNA 聚合酶和转录因子在启动子上的组装	323
三、RNA 合成的起始	324
四、RNA 合成的延长、终止和释放	324
五、RNA 聚合酶 II 活性的调节	324
六、DNA 指导的 RNA 聚合酶能被选择性地抑制	324
第五节 新生 RNA 的剪接和修饰	325
一、除去内含子的剪接过程	325
二、真核生物 mRNA 进行装饰性加工	329
三、不同 RNA 剪接方式导致一个基因多种产物	330
四、核糖体 RNA 和 tRNA 前体的转录后加工	332
五、细胞 RNA 以不同速度降解	333
六、多核苷酸磷酸化酶合成随机顺序的类 RNA 多聚物	333
第六节 核酶	334
一、I 类内含子的酶学特性	335
二、M1 RNA	336
第七节 以 RNA 为模板的 DNA 和 RNA 合成	336
一、反转录酶从病毒 RNA 产生 DNA	336
二、逆转录病毒引起癌症或艾滋病	337
三、用 HIV 反转录酶抑制物治疗艾滋病	338
四、许多真核生物的转座子与逆病毒有关	339
五、端粒酶是一种特殊的反转录酶	339
六、一些病毒 RNA 是由 RNA 指导的 RNA 聚合酶复制的	340

提要	340
思考题	341
第十四章 蛋白质的生物合成与修饰	343
第一节 概述	343
20 世纪 50 年代蛋白质生物合成研究的几个重要进展	343
第二节 遗传密码的破译	344
一、三联体密码与阅读框	344
二、人工合成多核苷酸和无细胞体系蛋白质合成	345
三、三核苷酸诱导氨酰-tRNA 对核糖体的特异结合	345
四、具有特定重复顺序多聚核糖核苷酸模板的合成	346
第三节 遗传密码的几个重要特性	347
一、遗传密码的几个重要特性	347
二、翻译移码和 RNA 编辑	348
三、tRNA 对密码子的识别	350
四、遗传密码的天然改变	351
五、病毒 DNA 中不同阅读框的重叠基因	353
第四节 蛋白质的生物合成	353
一、核糖体是一个复杂的超分子结构	354
二、转移 RNA 具有特征性结构	355
三、氨酰-tRNA 合成酶和它们催化的反应	356
四、一些氨酰-tRNA 合成酶具有校对功能	358
五、氨酰-tRNA 合成酶对 tRNA 的识别	359
六、多肽链的合成从氨基末端开始	359
七、一个特定氨基酸起始蛋白质的合成	360
八、多肽合成起始的三个步骤	361
九、延伸阶段中肽键的形成	362
十、核糖体的校正功能仅限于密码子与反密码子的相互作用	365
十一、多肽合成的终止	366
第五节 多肽链的折叠与加工	368
一、氨基末端和羧基末端的修饰	369
二、信号序列的切除	369
三、氨基酸残基的修饰	369
四、糖侧链的连接	370
五、异戊二烯基团的附加	370
六、辅基的附加	370
七、蛋白酶水解修饰	370
八、二硫键的形成	370
九、蛋白质合成受许多抗生素和毒素抑制	370
第六节 蛋白质投递和降解	371
一、许多真核蛋白的翻译后修饰开始于内质网	371

二、糖基化在蛋白质投递过程中起重要作用·····	373
三、线粒体和叶绿体蛋白的投递·····	373
四、通往细胞核的信号传递·····	375
五、细菌蛋白质投递途径的信号序列·····	376
六、细胞通过受体介导的胞饮作用输入蛋白·····	376
七、所有细胞中蛋白质的降解是由专一的系统调节·····	376
提要·····	378
思考题·····	379
第十五章 基因表达的调节 ·····	381
第一节 基因表达调节的原理·····	381
一、RNA 聚合酶结合启动子顺序·····	382
二、转录起始接受 DNA 结合蛋白的调节·····	382
第二节 基因的调节单位——操纵子·····	384
一、许多原核基因是以操纵子为单位调节的·····	384
二、乳糖操纵子的负调节作用·····	384
第三节 调节蛋白与 DNA 的结合·····	386
一、调节蛋白有单独的 DNA 结合结构域·····	386
二、螺旋-转角-螺旋·····	388
三、锌指·····	389
四、同质异形结构域·····	389
第四节 蛋白质与蛋白质的互相作用·····	389
一、调节蛋白也有蛋白质-蛋白质互相作用结构域·····	389
二、亮氨酸拉链·····	389
三、碱性螺旋-环-螺旋·····	391
第五节 原核生物基因表达的调节·····	391
一、Lac 操纵子的正调节系统·····	391
二、阿拉伯糖操纵子的正调节和负调节作用·····	393
三、色氨酸操纵子的转录弱化调节·····	395
四、SOS 反应的诱导·····	396
五、核糖体蛋白与 rRNA 合成的协调·····	398
六、遗传重组对基因表达的调节·····	400
第六节 真核基因表达的调节·····	401
一、具有转录活性的染色质有独特结构·····	401
二、染色质的乙酰化和核小体置换·····	402
三、许多真核启动子是正调节的·····	402
四、反激活蛋白和辅激活蛋白促进普通转录因子的组装·····	403
第七节 真核基因表达的调节蛋白·····	404
一、TATA 结合蛋白·····	404
二、DNA 结合反激活蛋白·····	404
三、辅激活蛋白复合物·····	404

四、转录激活过程·····	404
五、可逆转录激活·····	405
六、酵母半乳糖代谢基因既有正调节也有负调节·····	405
七、DNA 结合反激活蛋白具有组件型结构·····	406
八、真核基因表达的细胞间和细胞内信号调节·····	408
九、通过磷酸化核转录因子的调节·····	409
第八节 真核生物 mRNA 的翻译阻遏·····	409
第九节 发育过程中调节蛋白的级联控制·····	410
一、母性基因·····	411
二、节化基因·····	412
三、同质异形基因·····	412
提要·····	413
思考题·····	414
第十六章 重组 DNA 技术 ·····	416
第一节 DNA 克隆技术的基础·····	416
第二节 重组 DNA 技术的基本操作原理·····	416
一、重要的工具酶·····	416
二、DNA 克隆的载体·····	417
三、目的基因的获得·····	421
四、DNA 的体外重组·····	424
五、重组 DNA 转移技术·····	424
六、筛选·····	425
第三节 重组 DNA 技术的应用·····	426
一、重组 DNA 技术产生新品种新选择·····	426
二、法医学的新武器——DNA 指纹法·····	426
三、工程化微生物用于地下采油、采矿消除污染·····	427
四、基因治疗与遗传性疾病的基因诊断·····	427
提要·····	427
思考题·····	428
主要参考文献 ·····	429