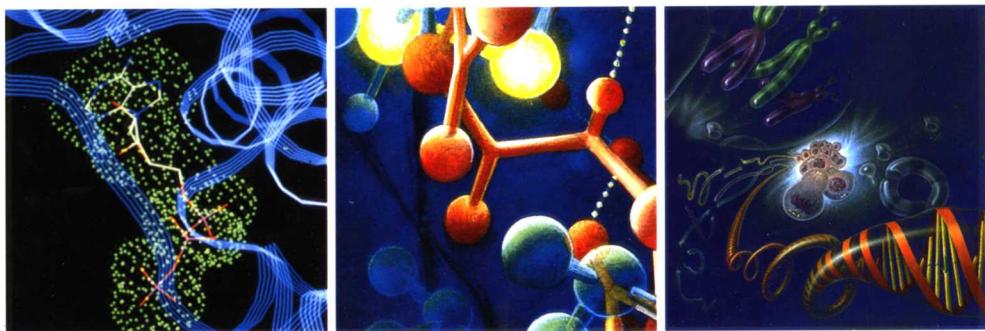


王希成 编著

生物化学

SHENGWU HUAXUE

第二版



清华大学出版社

王希成 编著

生物化学

SHENGWU HUAXUE

第二版

故有暇更去大山更再上遼東營繕，殊無津亭，車土渾濁，不聽謫。

没有眼泪去表达更需要再三地白描细腻。这将使导演上场自由流畅，不被画面

清华大学出版社

北京

内 容 简 介

作者根据高校各个学科及工程领域的发展对生物化学教学的需要，并参考国内外近二三年出版的优秀生物化学教材，对《生物化学》(第一版)各章内容进行了全面改编。

全书共分 23 章，系统阐述了生物化学的基本原理，主要包括：氨基酸和肽、蛋白质的三维结构、酶、辅酶和维生素、糖、脂和生物膜等生物分子结构和功能以及蛋白质研究技术，核酸、DNA 复制、RNA 合成和蛋白质合成等分子生物学原理以及核酸研究技术，以及酵解、柠檬酸循环、电子传递和氧化磷酸化、光合作用、脂代谢、氨基酸代谢、核苷酸代谢和激素与代谢调控等代谢部分。《生物化学》(第二版)适用于学时数为 48~64 学时的生物化学教材。

对与本书配套的《生物化学学习指导》(第二版)也进行了全面改编，更新了《生物化学学习指导》(第一版)中大部分习题，内容包括各章要点提示、术语解释、精编习题与习题解答。

读者对象：大学本科生。

版权所有，翻印必究。举报电话：010-62782989 13501256678 13801310933

本书封面贴有清华大学出版社防伪标签，无标签者不得销售。

本书防伪标签采用特殊防伪技术，用户可通过在图案表面涂抹清水，图案消失，水干后图案复现；或将表面膜揭下，放在白纸上用彩笔涂抹，图案在白纸上再现的方法识别真伪。

图书在版编目(CIP)数据

生物化学/王希成编著. —2 版. —北京：清华大学出版社，2005. 10

ISBN 7-302-11748-9

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(2005)第 101188 号

出 版 者：清华大学出版社 地 址：北京清华大学学研大厦

http://www.tup.com.cn 邮 编：100084

社 总 机：010-62770175 客户服务：010-62776969

责 任 编 辑：罗 健

版 式 设 计：刘伟森

印 刷 者：北京市清华园胶印厂

装 订 者：北京国马印刷厂

发 行 者：新华书店总店北京发行所

开 本：185×260 印张：27.5 字数：680 千字

版 次：2005 年 10 月第 2 版 2005 年 10 月第 1 次印刷

书 号：ISBN 7-302-11748-9/Q·52

印 数：1~4000

定 价：39.80 元

第二版前言

本书第一版问世以来,受到了众多读者的欢迎,并被很多院校选作教材,本人备受鼓舞,也衷心感谢读者提出的宝贵意见。为了使生物化学教学更适应各个学科以及工程领域发展的需要,决定根据自己近二十年生物化学教学经验,吸纳了近几年在生物化学教学改革取得的成果,参考国内外近二三年出版的优秀生物化学教材,对《生物化学》第一版进行全面修改,对章节进行了较大调整,引进了新的教学内容。历经三四载,《生物化学》第二版终于要和广大读者见面了。

《生物化学》第二版编写与第一版编写的指导思想一致:为广大读者提供一本阐述清楚、简明扼要、好学易懂、实用性强的教科书。通过本教材可以使生物类或非生物类专业的学生在一个学期内(课堂教学 48~64 学时)熟悉和掌握生物化学的基本原理。

《生物化学》第二版与第一版的最大区别是将分子生物学部分(核酸、DNA 复制、RNA 合成、蛋白质合成和核酸研究技术)作为核心内容移到了代谢部分的前面。即《生物化学》第二版是按照以蛋白质为主的生物分子结构与功能、分子生物学和代谢的次序编写的,也是我近几年讲授生物化学原理大课(学生 300 人左右)的思路。这样的安排已经在教学中取得了很好的效果。由于同学们在掌握了生物化学原理的同时,又学到了生物技术,所以能够很快进入与生物科学相关领域的课题研究中。

另外《生物化学》第二版新列了“生物化学与细胞”、“蛋白质研究技术”、“核酸研究技术”章节,同时将“糖酵解和柠檬酸循环”分列为“糖酵解”和“柠檬酸循环”两章。删去了“基因调控”一章,而将“转录调控内容”合并到“RNA 合成”一章中。第二版中还删去了有关各个氨基酸生物合成和降解的描述。此外每一章末尾附有本章小结、出现的术语、思考题和习题。总之,《生物化学》第二版各个章节都是经过精心安排和倾全力编写的。

清华大学出版社罗健编辑在本书出版过程中作了大量细致工作,使得本书顺利出版,另外张建平主任也对本书出版给予了很多帮助,在此一并表示感谢。

《生物化学》第二版虽然经历几次审核、校订,但肯定还会有我们没有发现的错误和问题,欢迎读者批评指正。

与本书配套的《生物化学学习指导》(第二版)也全面进行了编写,更新了大部分习题,同时出版。

王希成

2005 年 7 月于清华园

PREFACE

第一版前言

1988年以来,我一直承担清华大学化学、化学工程与工艺、高分子材料与工程、环境工程以及给水、排水工程等专业本科生的《生物化学》的授课任务,本书是在总结多年教学工作经验和参考国内外优秀生物化学教材的基础上编写的。本书可作为大学本科生的生物化学教材使用。

本书重点描述了生物化学的基本原理,并对基本生物化学概念进行了详尽的解释。由于生物化学涉及的化学概念和反应比较多,所以希望具有不同专业背景的读者最好预修普通化学和一个学期的有机化学课程,这样会使你进入生物化学大门更容易一些。

本书由20章组成,大致可分为3个部分。1~7章介绍了蛋白质、酶、糖、脂以及核酸等生物分子的结构和功能;8~16章介绍了每一类生物分子的分解和合成的基本反应、生物分子之间的相互转换以及代谢途径,其中也包括光合作用;17~20章介绍遗传信息的传递和表达,依次描述了遗传信息的复制、转录、翻译和调控。每章都附有要点提示和习题。

与本书一同出版的还有配套教材《生物化学学习指导》,内容包括各章内容的要点提示、术语解释、精选习题和习题解答。通过这本教材可以帮助读者巩固学习的成果。

由于编者水平有限,书中疏漏和错误在所难免,衷心期待读者的批评、指正。

本书的编著和出版得到了清华大学教材出版基金的资助,特此感谢。

王希成

2000年8月于清华园

CONTENTS

目 录

1. 生物化学与细胞	1
1.1 生物分子	1
1.1.1 蛋白质	2
1.1.2 糖	2
1.1.3 核酸	3
1.1.4 脂	3
1.2 生物化学反应	3
1.3 细胞	4
1.3.1 细胞的分子组织层次	4
1.3.2 原核细胞	4
1.3.3 真核细胞	5
小结	7
术语	7
思考题	7
习题	7
2. 氨基酸和肽	9
2.1 氨基酸结构和分类	9
2.1.1 氨基酸结构	9
2.1.2 氨基酸分类	12
2.2 氨基酸的酸碱特性	14
2.3 氨基酸的特征化学反应	17
2.3.1 氨基酸的 α -氨基与茚三酮反应	17
2.3.2 氨基酸的 α -氨基与 2,4-二硝基氟苯反应	18
2.3.3 氨基酸的 α -氨基与丹磺酰氯反应	18
2.3.4 氨基酸的 α -氨基与苯异硫氰酸酯反应	18
2.4 肽	19
2.5 天然存在的活性肽	20
2.5.1 谷胱甘肽	20
2.5.2 催产素和加压素	21
2.5.3 胰岛素	21
2.5.4 阿斯巴甜	21

小结	22
术语	23
思考题	23
习题	23
3. 蛋白质的三维结构	25
3.1 蛋白质结构的4个层次	25
3.2 肽平面	26
3.3 二级结构	28
3.3.1 α -螺旋	29
3.3.2 β -折叠	31
3.3.3 转角与环	32
3.4 胶原蛋白——另一种螺旋结构	33
3.5 三级结构	34
3.5.1 疏水相互作用	35
3.5.2 氢键和范德华力	36
3.5.3 共价交联和离子相互作用	36
3.6 蛋白质变性与复性	36
3.6.1 核糖核酸酶A变性与复性	37
3.6.2 肽酰脯氨酰顺-反异构酶和二硫键异构酶	38
3.6.3 分子伴侣	38
3.6.4 疯牛病	39
3.7 超二级结构和结构域	39
3.7.1 超二级结构	39
3.7.2 结构域	40
3.8 四级结构	41
3.8.1 血红蛋白结构	41
3.8.2 血红蛋白和肌红蛋白的氧合曲线	42
3.8.3 BPG和波尔效应	43
3.8.4 镰刀形细胞贫血病	45
3.9 抗体	46
小结	47
术语	48
思考题	48
习题	48
4. 蛋白质研究技术	50
4.1 蛋白质的初步分离纯化	50
4.2 柱层析	51
4.2.1 凝胶过滤层析	52

4.2.2 离子交换层析	53
4.2.3 亲和层析	54
4.2.4 高压液相层析	54
4.3 电泳	55
4.3.1 SDS 聚丙烯酰胺凝胶电泳	55
4.3.2 等电聚焦电泳	57
4.3.3 双向电泳	58
4.4 蛋白质氨基酸序列分析	58
4.4.1 确定多肽链 N 末端和 C 末端氨基酸残基	59
4.4.2 测定氨基酸组成	59
4.4.3 Edman 降解	60
4.4.4 多肽裂解和序列确定	61
4.5 肽的化学合成	62
小结	64
术语	64
思考题	64
习题	64
5. 酶	66
5.1 酶的命名和分类	66
5.2 比活	68
5.3 活化能	69
5.4 活性部位	70
5.5 酶催化机制	72
5.5.1 酸碱催化	72
5.5.2 共价催化	73
5.5.3 靠近和定向效应	73
5.5.4 底物变形	74
5.6 米氏方程	74
5.6.1 米氏方程的推导	75
5.6.2 双倒数作图	76
5.7 可逆抑制作用	77
5.7.1 竞争性抑制	78
5.7.2 反竞争性抑制	79
5.7.3 非竞争性抑制	79
5.7.4 可逆酶抑制剂的临床应用	80
5.8 不可逆抑制作用	81
5.9 pH 值对酶促反应速度的影响	82
5.10 酶原的激活	82
5.10.1 蛋白水解酶原的激活	82

5.10.2 血液凝固中的酶级联反应	83
5.11 别构酶	84
5.11.1 天冬氨酸转氨甲酰酶	85
5.11.2 底物协同结合模型	86
5.12 共价调节酶	87
5.13 同工酶	88
5.14 抗体酶	88
小结	89
术语	90
思考题	90
习题	90
6. 辅酶和维生素	92
6.1 尼克酸	92
6.2 核黄素	94
6.3 泛酸	95
6.4 硫胺素	96
6.5 维生素 B ₆	97
6.6 生物素	98
6.7 四氢叶酸	99
6.8 维生素 B ₁₂	100
6.9 硫辛酸	101
6.10 维生素 C	102
6.11 脂溶性维生素	103
6.11.1 维生素 A	103
6.11.2 维生素 D	104
6.11.3 维生素 E	105
6.11.4 维生素 K	105
小结	105
术语	106
思考题	106
习题	106
7. 糖	108
7.1 单糖	108
7.1.1 醛糖系列	109
7.1.2 酮糖系列	110
7.2 单糖的环式结构	111
7.3 单糖的构象	113
7.4 单糖衍生物	113



7.4.1 磷酸糖	113
7.4.2 脱氧糖	114
7.4.3 氨基糖	114
7.4.4 糖醇	115
7.4.5 糖酸	115
7.4.6 糖昔	115
7.5 单糖的氧化还原反应	116
7.6 寡糖	117
7.6.1 麦芽糖	117
7.6.2 异麦芽糖	117
7.6.3 纤维二糖	118
7.6.4 乳糖	118
7.6.5 蔗糖	118
7.7 同多糖	118
7.7.1 储存多糖——淀粉和糖原	118
7.7.2 结构多糖——纤维素和几丁质	120
7.8 杂多糖	122
7.8.1 肽聚糖	122
7.8.2 糖蛋白	124
7.8.3 蛋白聚糖	126
小结	127
术语	128
思考题	128
习题	128
8. 脂和生物膜	129
8.1 脂肪酸	130
8.2 三酰甘油	132
8.3 甘油磷脂	134
8.4 鞘脂	137
8.5 类固醇	139
8.6 前列腺素	140
8.7 生物膜组成和结构	141
8.7.1 膜基本结构——脂双层	141
8.7.2 流动镶嵌模型	142
8.7.3 膜蛋白	142
8.8 膜的流动性	145
8.8.1 膜脂的侧向运动	145
8.8.2 相转换温度	146
8.8.3 膜蛋白的侧向扩散	147

8.9 生物膜的分离	148
8.10 跨膜转运	148
8.10.1 被动转运(易化扩散)	149
8.10.2 主动转运	151
8.10.3 胞吞和胞吐	153
小结	153
术语	154
思考题	154
习题	154
9. 核酸	156
9.1 核酸的基本结构	156
9.1.1 嘌呤和嘧啶	157
9.1.2 核苷	159
9.1.3 核苷酸	160
9.1.4 DNA 和 RNA	162
9.2 DNA——遗传信息载体	164
9.3 DNA 碱基组成——查格夫法则	166
9.4 DNA 双螺旋结构	167
9.5 其他类型 DNA 双螺旋	171
9.6 DNA 超螺旋	171
9.7 染色质	173
9.8 几种类型 RNA	175
9.9 核酸变性、复性和杂交	176
9.9.1 变性、复性	176
9.9.2 杂交	178
9.10 核酸酶	179
9.11 限制性内切酶	180
小结	181
术语	182
思考题	182
习题	182
10. DNA 复制	183
10.1 DNA 复制模式	183
10.1.1 半保留复制	184
10.1.2 双向复制	184
10.2 DNA 聚合酶	185
10.3 DNA 复制	187
10.3.1 起始	187

10.3.2 延伸	188
10.3.3 终止	190
10.4 真核生物 DNA 的复制	191
10.5 其他复制方式	192
10.5.1 滚环复制	192
10.5.2 D-环复制	193
10.6 逆转录	194
10.7 DNA 修复	195
10.7.1 直接修复	195
10.7.2 核苷酸切除修复	196
10.7.3 碱基切除修复	197
10.7.4 错配修复	197
小结	198
术语	199
思考题	199
习题	199
11. RNA 合成	200
11.1 转录概述	200
11.2 RNA 聚合酶	201
11.3 转录起始	202
11.4 转录延伸	202
11.5 转录终止	203
11.6 转录抑制剂	204
11.6.1 放线菌素 D	204
11.6.2 利福霉素	205
11.6.3 鹅膏蕈碱	205
11.7 初始转录 RNA 的加工	205
11.7.1 mRNA 的加工	205
11.7.2 rRNA 的加工	208
11.7.3 tRNA 的加工	211
11.8 转录调控	211
11.8.1 原核生物基因表达的转录调控	211
11.8.2 真核生物基因表达的转录调控	215
小结	219
术语	220
思考题	220
习题	220
12. 蛋白质合成	221
12.1 遗传密码	222

12.2 tRNA	225
12.2.1 tRNA 的三维结构	225
12.2.2 “摆动”假说	226
12.3 氨酰-tRNA 的合成	228
12.4 核糖体	230
12.5 肽链的起始	232
12.5.1 翻译起始位点	232
12.5.2 起始 tRNA 分子	233
12.5.3 起始复合物的组装	233
12.6 肽链的延伸	234
12.7 肽链的终止	237
12.8 蛋白质修饰和定位	238
12.9 蛋白质合成的抑制剂——抗生素和毒素	238
小结	240
术语	240
思考题	240
习题	240
13. 核酸研究技术	242
13.1 核酸电泳	242
13.2 DNA 序列测定	243
13.3 聚合酶链式反应(PCR)	244
13.4 重组 DNA 技术	245
13.5 外源蛋白的表达	248
小结	249
术语	249
思考题	249
习题	249
14. 代谢导论	251
14.1 分解代谢与合成代谢	252
14.2 代谢途径的区室化	254
14.3 代谢调控	254
14.4 热力学原理	255
14.5 高能化合物与偶联反应	256
14.6 酰基转移反应	258
14.7 氧化还原反应	259
小结	262
术语	262
思考题	262

习题	262
15. 糖酵解	264
15.1 糖酵解途径概述	265
15.2 糖酵解的 10 步反应	266
15.3 丙酮酸的代谢命运	274
15.3.1 乙醇发酵	274
15.3.2 乳酸发酵(Cori 循环)	275
15.4 糖酵解的调控	276
15.5 巴斯德效应	278
15.6 3 种单糖代谢	278
15.6.1 果糖	279
15.6.2 半乳糖	279
15.6.3 甘露糖	280
小结	280
术语	281
思考题	281
习题	281
16. 柠檬酸循环	282
16.1 丙酮酸转化为乙酰 CoA	282
16.2 柠檬酸循环概述	284
16.3 柠檬酸循环的 8 步反应	286
16.4 柠檬酸循环产生的能量	290
16.5 柠檬酸循环的调控	292
16.6 柠檬酸循环——两用代谢途径	293
16.7 乙醛酸循环	294
小结	295
术语	296
思考题	296
习题	296
17. 糖原代谢、糖异生和磷酸戊糖途径	297
17.1 糖原降解	297
17.2 糖原合成	299
17.3 糖异生	300
17.3.1 旁路 I：丙酮酸转化为磷酸烯醇式丙酮酸	301
17.3.2 旁路 II：果糖-1,6-二磷酸水解生成果糖-6-磷酸	301
17.3.3 旁路 III：葡萄糖-6-磷酸水解生成葡萄糖	302
17.3.4 底物循环	303

17.3.5 葡萄糖—丙氨酸循环	303
17.4 戊糖磷酸途径	304
17.4.1 氧化阶段反应	305
17.4.2 非氧化阶段反应	305
小结	306
术语	307
思考题	307
习题	307
18. 电子传递和氧化磷酸化	308
18.1 电子传递和氧化磷酸化概述	309
18.2 线粒体	310
18.3 电子传递	310
18.3.1 复合物Ⅰ将来自 NADH 的电子传递给泛醌	312
18.3.2 复合物Ⅱ将电子由琥珀酸转移到 CoQ	314
18.3.3 复合物Ⅲ将电子由 CoQH ₂ 传给细胞色素 c	314
18.3.4 复合物Ⅳ将电子从细胞色素 c 传给 O ₂	315
18.4 氧化磷酸化	316
18.5 化学渗透假说	317
18.6 穿梭机制	319
18.6.1 甘油磷酸穿梭	319
18.6.2 苹果酸-天冬氨酸穿梭	320
小结	321
术语	321
思考题	321
习题	322
19. 光合作用	323
19.1 叶绿体和光合色素	323
19.2 光系统	326
19.3 光反应	328
19.3.1 光系统Ⅱ：裂解水	328
19.3.2 光系统Ⅰ：生成 NADPH	329
19.3.3 循环电子传递	330
19.3.4 光合磷酸化	331
19.4 暗反应	332
19.4.1 Calvin 循环	332
19.4.2 Calvin 循环的调控	334
19.5 光呼吸	335
19.6 C ₄ 途径	337

小结	338
术语	339
思考题	339
习题	339
20. 脂代谢	340
20.1 脂肪动员和降解	340
20.2 甘油的命运	341
20.3 脂肪酸 β -氧化	342
20.3.1 脂肪酸激活	342
20.3.2 脂酰 CoA 转运	343
20.3.3 脂肪酸 β -氧化	344
20.3.4 脂肪酸氧化产生的能量	345
20.4 奇数碳脂肪酸的氧化	347
20.5 不饱和脂肪酸的氧化	348
20.6 酮体	350
20.6.1 酮体合成	350
20.6.2 酮体氧化	351
20.7 脂肪酸的生物合成	351
20.7.1 乙酰 CoA 的转运	352
20.7.2 丙二酸单酰 CoA 合成	352
20.7.3 脂肪酸合成	353
20.8 脂肪酸链的延长和去饱和	357
20.9 其他脂的生物合成	358
20.9.1 三酰甘油和磷脂的合成	358
20.9.2 磷脂的合成	360
20.9.3 胆固醇的合成	360
小结	363
术语	363
思考题	364
习题	364
21. 氨基酸代谢	365
21.1 转氨作用	365
21.2 脱氨作用	367
21.3 氨的转运	367
21.4 尿素循环	369
21.4.1 氨甲酰磷酸的合成	370
21.4.2 尿素循环	371
21.5 氨基酸碳骨架的降解	373

21.6 氨基酸的生物合成	375
21.6.1 生物固氮	375
21.6.2 氨载体——谷氨酸和谷氨酰胺	377
21.6.3 氨基酸的生物合成	377
21.6.4 其他氨基酸衍生物的合成	378
小结	380
术语	381
思考题	381
习题	381
22. 核苷酸代谢	382
22.1 磷酸核糖焦磷酸的合成	382
22.2 嘌呤核苷酸的合成	383
22.2.1 从头合成——IMP 的合成	383
22.2.2 AMP 和 GMP 的合成	385
22.2.3 补救途径	386
22.3 嘧啶核苷酸的合成	387
22.3.1 UMP 的合成	387
22.3.2 CTP 的合成	389
22.4 脱氧核糖核苷酸的合成	389
22.5 嘌呤核苷酸的降解	391
22.5.1 AMP 和 GMP 的降解	391
22.5.2 痛风	392
22.5.3 嘌呤核苷酸循环	394
22.6 嘙啶核苷酸的降解	394
小结	395
术语	396
思考题	396
习题	396
23. 激素与代谢调控	397
23.1 内分泌腺与激素的分泌	397
23.2 激素的分类	398
23.3 第二信使	400
23.3.1 cAMP	400
23.3.2 肌醇三磷酸和二酰甘油	401
23.4 酪氨酸激酶	402
23.5 类固醇类激素作用机制	403
23.6 代谢中的激素调控	403
23.6.1 胰高血糖素	404