

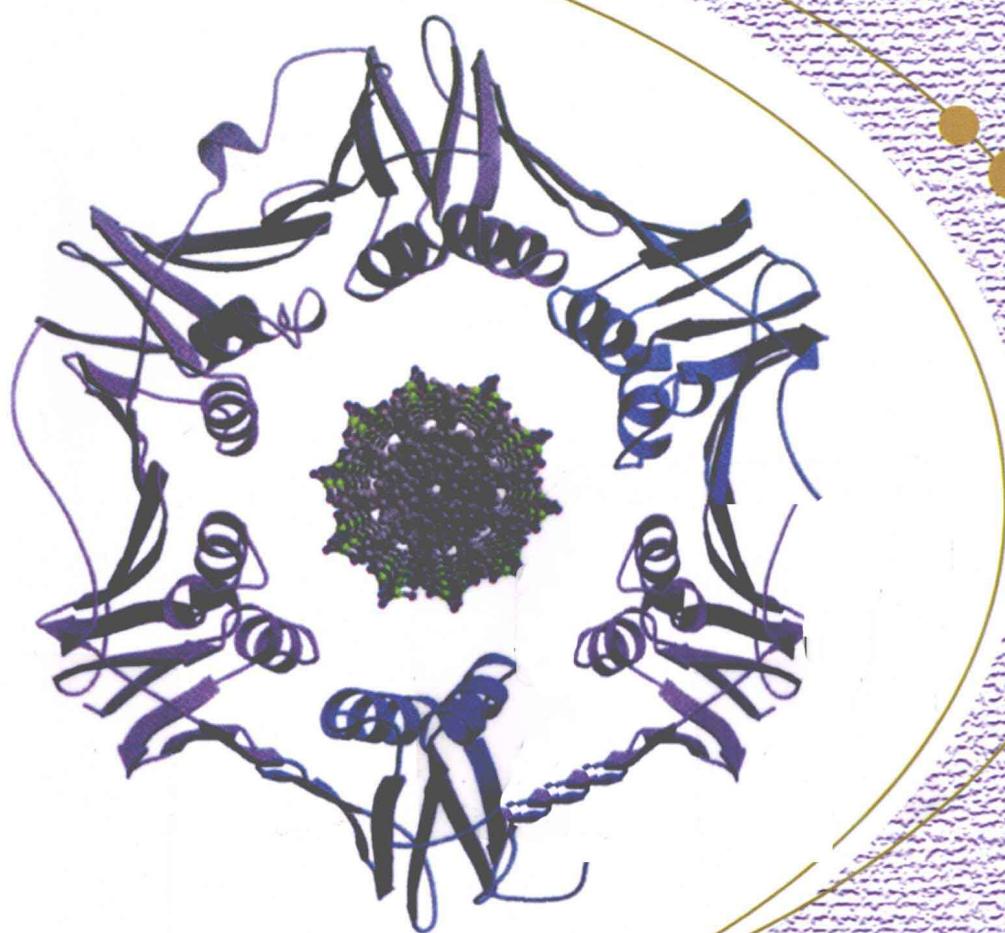


普通高等教育“十一五”国家级规划教材

# 现代生物化学

第三版

黄熙泰 于自然 李翠凤 主编



化学工业出版社



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

# 现代生物化学

第三版

黄熙泰 于自然 李翠凤 主编



化学工业出版社

·北京·

《现代生物化学》(第2版)自2005年出版以来,由于内容简明新颖,概念准确,功能齐全,受到教师和学生的普遍欢迎。2006年被教育部评为普通高等教育“十一五”国家级规划教材。《现代生物化学》第2版在第2版的基础上作了重大修改和增删,完善体系、更新内容,以适应学科发展与教学需求。

本书体系完整,表述清晰,每章附有思考题,书末附有关键生化名词中英文对照及索引。适合生物学各专业和农、林、医、药、工各相关专业本科生、研究生作教学用书,也可作科研参考书。

### 图书在版编目(CIP)数据

现代生物化学/黄熙泰,于自然,李翠凤主编. —3 版.  
北京: 化学工业出版社, 2012.4  
普通高等教育“十一五”国家级规划教材  
ISBN 978-7-122-13567-4

I. 现… II. ①黄… ②于… ③李… 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 (2012) 第 027286 号

---

责任编辑: 赵玉清

文字编辑: 刘 畅

责任校对: 陈 静

装帧设计: 关 飞

---

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 刷: 北京永鑫印刷有限责任公司

装 订: 三河市万龙印装有限公司

787mm×1092mm 1/16 印张 40 1/4 字数 1024 千字 2012 年 9 月北京第 3 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: 59.00 元

版权所有 违者必究

# 第三版前言

《现代生物化学》（第二版）出版以来，由于内容简明新颖，概念准确，功能齐全，受到教师和学生的普遍欢迎。2006年被教育部评为普通高等教育“十一五”国家级规划教材。六年来已重印七次，总印数35500册，取得了良好的社会效益和经济效益。

当今世界，由于生物化学研究手段不断更新，有关生物化学的研究新成果、新理论不断涌现。有人做过统计，每过八年有关生物化学的信息就增加一倍，现在有关生命科学，生物化学的研究进展更加迅速。为了适应生物化学的飞速发展，修订新版《现代生物化学》就成为摆在我们面前的迫切任务。

本次再版有两个主要目标：第一，完善生物化学体系，使本书更有利于理工农医药各个学科对基础生物化学教学要求。第二，更新内容，主要是增加生物化学相关新发现新进展的内容。主要修订内容如下。

一，在绪论部分，①增加“生物能学和热力学”一节为生物化学提供贯穿全书的物理化学基础。②增加“水及水与生物分子的相互作用”一节介绍水的性质，水在生命过程中的作用及对生物大分子结构的影响。介绍水溶液对溶质的依数性和渗透压的影响。③在第四章“核苷酸和核酸”之后增加“糖和糖生物学”一章，介绍糖，多糖，糖缀合物的结构和组成；糖作为能源储备，多糖的结构及支持作用以及糖作为信息分子的功能。

二，逐章逐节进行内容更新和文字润色。主要内容包括在第二章蛋白质化学中增添蛋白组学中的重要技术，质谱分析技术及应用，圆二色性分析，蛋白质与配基结合的动力学分析，血红蛋白携氧的动力学分析。在第三章“酶”部分加强别构酶和别构调节部分。改进了对酶抑制剂的阐述，用医学和工业应用实例说明了酶抑制剂的功能。第六章“维生素与辅酶”部分对各种维生素的功能和作用机理进行补充。在第七章“生物膜”部分，对脂类的结构，分类及生物学功能作了描述；对膜的“流动镶嵌”模型，“脂筏”等概念进行了更新和补充，并对一些关键膜蛋白进行了介绍。在第八章“激素和信号转导”部分对“信号分子与受体之间的相互作用”的原理及过程作进一步深入介绍。对六种信号转导的基本机制，门控离子通道，受体蛋白，受体酶，核受体，与胞浆直接连接的受体及与胞外基质大分子作用的受体的功能深入介绍。在脂代谢部分增加胆固醇代谢相关蛋白包括胆固醇携带胞浆脂蛋白，载脂蛋白，乳糜微粒，低密度脂蛋白，极低密度脂蛋白，高密度脂蛋白的介绍。第十五章，更新对嘌呤核苷酸分解代谢的表述。在第十七章中增加“SnoRNA”及“一个由未知功能RNA组成的RNA世界”一节介绍转录组学研究成果。在第十九章增加“RNA介导的基因表达调节”，介绍Riboswitch和非编码RNA对基因表达的调节作用。对“Epigenetics”（表遗传学）作了简介。

本书第一、四、五、十六～二十章由黄熙泰教授编写；二、三、六、七及十五章由自然教授编写；第八～十一、十三、十四章由李翠凤教授编写；第十二章由王勇教授编写。

本书在编写和使用过程中得到国内外读者的关心和帮助，得到南开大学各级领导的关怀和支持，特此致谢。

感谢化学工业出版社的编辑为本书的出版和修订所付出的辛勤劳动。

2012年2月

## 第二版前言

《现代生物化学》一书第一版自 2001 年 9 月出版以来，由于内容简明、新颖，概念准确，功能齐全，受到使用单位和读者的普遍欢迎，三年多来已重印 5 次。2002 年度获第六届石油和化学工业优秀教材二等奖。

据教学单位和读者的反馈意见，本书第二版对内容作了较大范围的增删。增加绪论一章，介绍生命的特征，生物化学研究范围、研究目标和一些生物化学的基本概念。由于细胞是生命的基本单位，而生物膜是细胞和亚细胞器的边界，具有多样的生物学功能，因而新版增加了“生物膜”一章，对生物膜作扼要的介绍。地球上所有生物赖以生存和发展的能量源泉直接或间接地来自于植物吸收太阳光能的光合作用，因此我们补充了“光合作用”一章以完善生物化学体系。

在当今科学界，生物化学是发展最快的学科之一，有关生物分子结构和功能的信息呈指数增长。因而在第二版的第十九章中增加了“基因组学”和“蛋白质组学”两节，分别介绍人和其他模型物种全基因组 DNA 测序的理论和方法，基因组信息研究方法与成果，以及蛋白质组学的研究方法与研究内容。生物体的发育过程是“级联”控制的，在第十七章增加“ $\lambda$  噬菌体的发育调节”一节，给出了这个重要概念。

为了增强学生的研究能力，加深学生对新知识、新研究手段的了解，本书修订版着重增加了相关技术的介绍，如“超离心及沉降系数”，“X 射线衍射分析”，“基因表达的小 RNA 干扰”，“RNA 适配体人工系统进化技术（SELEX）”，“基因文库的建造”，“蛋白质序列比对与生物系统发生”等重要的新技术、新手段。

本次修订还对生物化学主要名词和概念的描述作了进一步的提炼，以使这些概念和名词更准确。对一些章节作了重新编排，使知识连接更合理，更有利讲授和阅读。删去一些模棱两可的概念。为了便于教学，本书中所列习题的答案已载入于自然等编写的“生物化学习题及答案”一书。在本书附录部分增补了英汉生化名词对照及索引，以方便读者检索。

本书第一、四、十五~十九章由黄熙泰教授负责编写，第二、三、五、六及十四章由于自然教授负责编写，第七~十、十二、十三章由李翠凤教授负责编写，第十一章由王勇教授编写。马宝全、郭宏杰副教授曾经参与第一版中第七、八、五章的编写。

本书共 80 余万字，内容丰富，深入浅出，适合理、工、农、林、医各相关专业的本科生、研究生作教学用书，也可作为相关专业科研参考书。

本书编写过程中得到南开大学院系各级领导的大力支持，特此致谢。

感谢化学工业出版社的编辑为本书的出版和修订所付出的辛勤劳动。

# 第一版前言

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，即功能基因组学和蛋白质组学(proteomics)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、开阔视野、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 绪 论

第一节 生命的特征和生物化学的研究范畴	1
第二节 一些生物化学的基本概念	2
一、生物分子是含有不同功能基团的含 碳化合物	2
二、细胞含有一组通用的小分子	3
三、分子量，分子质量和它们的正确 单位	3
四、摩尔和摩拉	3
五、生物大分子是细胞的主要成分	4
六、生物分子的构型	4
七、生物分子的构象	6
八、生物分子之间的相互作用有立体 特异性	7
第三节 生物能学和热力学	8
一、生物能量转化服从热力学定律	8
二、细胞需要自由能资源	9

三、标准自由能改变和一个反应的平衡 常数直接相关	9
第四节 水及生物分子间的弱相互作用	10
一、氢键使水具有特殊性质	11
二、水和极性溶质形成氢键	12
三、水和带电溶质的相互作用	12
四、结晶物质溶于水导致熵增加	12
五、非极性气体在水中的溶解度很小	13
六、非极性化合物迫使水结构作能量优化 改变	13
七、范德华作用是原子间的弱吸引力	15
八、弱相互作用是大分子结构和功能的 关键	15
九、溶质影响水溶液的依数性和渗透压	16
提要	18
思考题	19

## 第二章 蛋白质化学

第一节 通论	20
一、蛋白质的化学概念	20
二、蛋白质的分类	20
三、蛋白质的元素组成	23
第二节 蛋白质的组成单位——氨基酸	23
一、氨基酸的一般结构特征	23
二、氨基酸的分类和结构	24
三、蛋白质中的修饰性氨基酸	26
四、非蛋白质氨基酸	26
五、氨基酸的一般性质	27
六、氨基酸的化学性质	27
第三节 蛋白质的结构	31
一、蛋白质的一级结构	32
[附]：质谱在肽和蛋白质研究中的应用	39
二、蛋白质的二级结构	40
三、纤维状蛋白质的结构	45
四、超二级结构和结构域	49
五、球状蛋白质的三级结构	53
六、蛋白质的四级结构	55

第四节 蛋白质的结构与功能	56
一、蛋白质的一级结构决定其高级结构	57
二、蛋白质的一级结构与功能	57
三、蛋白质的空间结构与功能	60
第五节 蛋白质的性质	76
一、蛋白质的水合作用和透析	76
二、蛋白质的两性性质和等电点	76
三、蛋白质的变性作用与复性	77
四、蛋白质的沉淀作用	77
第六节 蛋白质的分离纯化和测定	78
一、蛋白质分离纯化的一般原则	78
二、分离纯化的主要方法	79
三、蛋白质分子量的测定	82
四、蛋白质纯度的鉴别标准	85
五、蛋白质含量的测定	86
[附]：蛋白质结构的X射线晶体衍射法 分析	87
提要	88
生化基本题型举例	89

### 第三章 酶化学

第三章

第一节 通论 .....	91
一、酶是生物催化剂 .....	91
二、酶催化的特征 .....	91
第二节 酶的分类和命名 .....	93
一、酶的命名 .....	93
二、酶的国际系统分类法 .....	93
三、酶的组成分类 .....	95
第三节 酶催化作用的结构基础 .....	96
一、酶分子结构的特征 .....	96
二、酶原及酶原的激活 .....	100
第四节 酶催化作用的机理 .....	103
一、酶依靠降低活化能加速化学反应 .....	103
二、一般酸-碱催化 .....	104
三、共价催化 .....	105
四、金属离子催化 .....	105
五、酶执行催化功能的几个实例 .....	106
第五节 酶促反应的动力学 .....	116
一、酶浓度的影响 .....	117
二、底物浓度对反应速度的影响 .....	117
三、温度对酶促反应速度的影响 .....	121
四、pH 的影响 .....	122
五、激活剂的影响 .....	122
六、抑制剂的影响 .....	123
七、过渡态类似物是酶的一种潜在抑制剂 .....	126
第六节 重要酶类及其活性调节 .....	128
一、多酶体系 .....	128
二、调节酶 .....	129
三、同工酶 .....	135
四、催化抗体 .....	136
第七节 酶的分离纯化和活力测定 .....	138
一、酶分离纯化的一般原则 .....	138
二、酶的活力与测定 .....	138
三、回收率和纯化倍数 .....	140
提要 .....	140
思考题 .....	142

### 第四章 核苷酸和核酸

第四章

第一节 碱基、核苷和核苷酸 .....	143
一、碱基、核苷和核苷酸 .....	143
二、核苷酸的生物学功能 .....	146
第二节 磷酸二酯键与多核苷酸 .....	147
第三节 碱基的性质和核酸结构 .....	149
第四节 DNA 结构 .....	151
一、DNA 储存遗传信息的证实 .....	151
二、各物种 DNA 有着独特的碱基组成 .....	152
三、Watson-Crick DNA 双螺旋结构 .....	153
四、DNA 存在不同的三维结构形式 .....	154
五、与 DNA 碱基顺序相关的特殊结构 .....	155
第五节 RNA 的种类和结构 .....	158
一、信使 RNA .....	158
二、其他 RNA 及结构 .....	159
第六节 核酸的变性、复性和杂交 .....	161
一、DNA 的变性与复性 .....	161
二、DNA 的熔解温度 .....	163
三、核酸的杂交及应用 .....	164
第七节 核酸的化学反应和酶法修饰 .....	164
一、核酸的化学反应 .....	164
二、DNA 的酶法甲基化 .....	167
第八节 核酸酶和 DNA 限制性内切酶 .....	168
一、核酸的酶法水解与核酸酶的分类 .....	168
二、核酸酶的特异性 .....	168
三、限制性内切酶（限制酶） .....	169
四、限制片段的长度和限制图 .....	169
第九节 DNA 一级结构测定与 DNA 的化学合成 .....	172
一、DNA 碱基顺序的测定 (DNA sequencing) .....	172
二、DNA 的化学合成 (DNA chemical synthesis) .....	172
第十节 基因和基因组 .....	175
一、天然 DNA 分子的大小与顺序特征 .....	175
二、基因与顺反子 .....	177
三、染色体 DNA 的碱基顺序特征 .....	179
第十一节 DNA 超螺旋和染色质结构 .....	180
一、DNA 的拓扑学结构 .....	180
二、DNA 在体内的包装 .....	185
提要 .....	189
思考题 .....	191

## 第五章 碳水化合物和糖生物学

第一节 概论	193	多糖	208
第二节 单糖和二糖	193	九、糖胺聚糖是细胞外基质异质多糖	210
一、单糖的两大家族：醛糖和酮糖	193	提要	211
二、单糖有不对称中心	194	第四节 复合糖：肽聚糖、糖蛋白和 糖酯	211
三、一般单糖具有环形结构	196	一、肽聚糖是含有糖胺聚糖的细胞表面或 胞外基质中的生物大分子	212
四、生物体含有许多六碳糖衍生物	198	二、糖蛋白共价结合寡糖	215
五、许多单糖是还原糖	199	三、糖脂和脂多糖是膜成分	216
糖尿病和血糖测定	200	提要	217
六、二糖含有一个糖苷键	201	第五节 碳水化合物信息分子和糖密码	218
提要	203	一、凝集素是能阅读糖密码和介导许多 生物学过程的蛋白	218
第三节 多糖	204	二、凝集素和碳水化合物的相互作用	221
一、一些匀聚多糖是能量的储存形式	204	提要	223
二、淀粉	205	第六节 糖组学及研究方法	223
三、糖原	205	一、糖组学	223
四、葡聚糖	206	二、糖类的研究方法	224
五、一些匀聚多糖起结构支持作用	206	提要	225
六、几丁质	206	思考题	225
七、立体结构因子和氢键影响匀聚多 糖的折叠	207		
八、细菌和藻类细胞壁含有结构性异质			

## 第六章 维生素与辅酶

第一节 维生素的概念与分类	229	三、维生素 B <sub>2</sub> 和 FMN、FAD	238
一、维生素的一般概念和重要性	229	四、泛酸与辅酶 A	239
二、维生素的命名和分类	229	五、烟酸、烟酰胺和 NAD、NADP	239
第二节 重要的脂溶性维生素	230	六、维生素 B <sub>6</sub> 及其辅酶	241
一、维生素 A 及维生素 A 原	230	七、生物素	241
二、维生素 D 及维生素 D 原	231	八、叶酸和四氢叶酸	242
三、维生素 K	233	九、维生素 B <sub>12</sub> 及其辅酶	242
四、维生素 E	233	十、硫辛酸	244
第三节 重要的水溶性维生素	235	提要	244
一、维生素 C	235	思考题	244
二、维生素 B <sub>1</sub> 和焦磷酸硫胺素	237		

## 第七章 生物膜

第一节 生物膜的组成与结构特征	245	[附]：原子力显微镜呈现膜蛋白的形象	261
一、生物膜结构的一般特征	245	第三节 小分子物质的跨膜转运	262
二、生物膜的组成	245	一、跨膜转运的类型	262
[附]：因膜脂储积所致人的遗传性代谢 缺陷病	252	二、载体蛋白介导的被动转运	264
第二节 生物膜的流动性	257	三、转运 ATP 酶	267
一、膜脂和膜蛋白的运动	257	四、离子梯度驱动的二级主动转运	272
二、膜脂跨脂双层的运动需要催化剂	259	提要	274
三、脂筏	260	思考题	275

## 第八章 激素与生物信号转导

第一节 激素的概念与分类 .....	276	eicosanoids) .....	284
一、激素的一般概念 .....	276	第三节 激素分泌的调控 .....	285
二、激素的分类 .....	277	一、下丘脑承上启下的调节 .....	285
三、激素作用的特点 .....	277	二、反馈调节 .....	286
第二节 重要的动物激素 .....	277	三、多元调控 .....	286
一、下丘脑激素 .....	277	第四节 生物信号转导 .....	286
二、垂体激素 .....	278	一、受体 .....	286
三、甲状腺激素 .....	280	二、信号转导机制 .....	289
四、胰腺激素 .....	281	第五节 昆虫激素 .....	303
五、肾上腺激素 .....	281	第六节 植物激素 .....	304
六、性激素 .....	282	提要 .....	304
七、脂肪酸衍生类激素(二十烷酸类激素, .....	282	思考题 .....	305

## 第九章 新陈代谢引论

第一节 新陈代谢的一般概念 .....	306	一、新陈代谢的调控 .....	308
一、代谢途径的多酶体系 .....	306	二、新陈代谢的研究方法 .....	309
二、细胞代谢中的主要化学反应 .....	307	提要 .....	310
第二节 新陈代谢的调控及研究方法 .....	308	思考题 .....	310

## 第十章 糖代谢

第一节 糖酵解 .....	311	三、乙醛酸循环 .....	327
一、糖酵解的基本概念 .....	311	第四节 磷酸戊糖途径 .....	328
二、糖酵解途径 .....	311	一、磷酸戊糖途径的反应过程 .....	328
三、糖酵解总观 .....	314	二、磷酸戊糖途径的调节 .....	330
四、丙酮酸的命运 .....	315	三、磷酸戊糖途径的生理意义 .....	330
第二节 葡萄糖的异生作用 .....	316	第五节 糖原的代谢 .....	330
一、葡萄糖异生作用的前体 .....	317	一、糖原的降解 .....	330
二、葡萄糖异生作用途径 .....	317	二、糖原的合成 .....	331
三、糖异生作用与糖酵解的协同调控 .....	318	三、糖原合成与降解的协同调控 .....	333
第三节 柠檬酸循环 .....	321	四、激素对血糖水平的调节 .....	335
一、丙酮酸的氧化 .....	321	提要 .....	337
二、柠檬酸循环途径 .....	322	思考题 .....	338

## 第十一章 生物氧化

第一节 生物能学的基本概念 .....	339	六、高能生物分子 .....	345
一、生物体能量的转换遵循热力学 定律 .....	339	第二节 电子传递与氧化磷酸化 .....	347
二、标准自由能变化与平衡常数 .....	341	一、生物体电子传递的方式与电子 载体 .....	347
三、偶联化学反应标准自由能变化的可加 性和意义 .....	341	二、呼吸链及其组成 .....	348
四、关于生物化学中能量变化的一些 规定 .....	342	三、氧化磷酸化作用 .....	353
五、氧化还原电势与自由能变化的 关系 .....	342	四、线粒体外 NADH 的跨膜转运 .....	357
		提要 .....	358
		思考题 .....	358

## 第十二章 光合作用

第一节 光合作用的光反应 .....	359	第二节 光合作用中碳水化合物的生物合成 .....	371
一、叶绿体与光合膜 .....	359	一、卡尔文循环 .....	371
二、光合色素 .....	360	二、卡尔文循环的调节 .....	373
三、光合色素对光能的吸收和传递 .....	361	三、植物细胞中 CO <sub>2</sub> 的浓缩机制 .....	376
四、光合单位 .....	363	提要 .....	378
五、双光系统与电子传递链 .....	364	思考题 .....	379
六、光合磷酸化 .....	370		

## 第十三章 脂代谢

第一节 概述 .....	380	第四节 磷脂和鞘脂的代谢 .....	394
一、脂类的一般概念 .....	380	一、磷脂的代谢 .....	394
二、脂肪的消化和吸收 .....	381	二、鞘脂的代谢 .....	396
第二节 脂肪的分解代谢 .....	381	第五节 胆固醇的代谢 .....	397
一、体内甘油三酯的分解 .....	381	一、胆固醇的生物合成 .....	398
二、甘油的代谢 .....	381	二、胆固醇、胆甾醇酯及其他脂类进入细胞的转运 .....	400
三、脂肪酸的分解代谢 .....	382	三、胆固醇的去路 .....	403
四、酮体的代谢 .....	387	提要 .....	404
第三节 脂肪的合成代谢 .....	388	思考题 .....	405
一、脂肪酸的生物合成 .....	388		
二、甘油三酯（脂肪）的合成 .....	394		

## 第十四章 氨基酸的代谢

第一节 蛋白质的降解 .....	406	第三节 氨基酸的生物合成 .....	420
一、外源蛋白的消化与吸收 .....	406	一、氨基酸的生物合成途径 .....	420
二、组织蛋白质的胞内降解 .....	406	二、几种氨基酸合成的简单途径 .....	420
第二节 氨基酸的分解代谢 .....	407	三、氨基酸生物合成途径中的反馈调节 .....	420
一、氨基酸分解的基本反应 .....	407	提要 .....	423
二、氨的排泄 .....	410	思考题 .....	423
三、氨基酸碳架的氧化 .....	414		

## 第十五章 核苷酸代谢

第一节 核酸和核苷酸的分解代谢 .....	424	二、嘧啶核苷酸的生物合成 .....	431
一、嘌呤碱的分解代谢 .....	424	三、核苷一磷酸转变为核苷三磷酸 .....	434
二、嘧啶碱的分解代谢 .....	426	四、脱氧核糖核苷酸的生物合成 .....	434
第二节 核苷酸的合成代谢 .....	427	提要 .....	437
一、嘌呤核苷酸的生物合成 .....	427	思考题 .....	437

## 第十六章 DNA 的复制、修复和重组

第一节 DNA 的代谢 .....	438	一、关于模板的概念 .....	440
一、DNA 代谢包括 DNA 复制、修复和重组 .....	438	二、DNA 复制是半保留的 .....	441
二、大肠杆菌遗传图 .....	439	三、DNA 复制的起始点和方向 .....	441
第二节 DNA 复制的一般规律 .....	440	四、DNA 的复制是半不连续的 .....	442
		第三节 DNA 聚合酶 .....	443

一、DNA 是由 DNA 聚合酶催化合成的	443
二、DNA 聚合酶催化 DNA 合成的 精确性	444
三、大肠杆菌的三种 DNA 聚合酶	445
四、DNA 复制需要许多酶和蛋白质 因子	446
第四节 细胞 DNA 复制的阶段性	447
一、DNA 复制的起始	447
二、DNA 复制的延长阶段	448
三、复制终止过程	450
四、真核细胞 DNA 的复制	451
第五节 DNA 修复	452
一、突变导致肿瘤发生	452
二、错配修复	453
三、碱基切割修复 (base-excision)	

## 第十七章 RNA 代谢

第一节 依赖 DNA 的 RNA 合成	470
一、RNA 是由 RNA 聚合酶合成的	470
二、模板链与非模板链	471
第二节 足迹法与启动子	472
第三节 RNA 合成的终止	475
第四节 真核生物细胞核 RNA 聚合酶	476
一、RNA 聚合酶 II 需要许多其他蛋白质 因子	476
二、RNA 聚合酶和转录因子在启动子上 的组装	477
三、RNA 合成的起始	478
四、RNA 合成的延长、终止和释放	478
五、RNA 聚合酶 II 活性的调节	478
六、DNA 指导的 RNA 聚合酶能被选择性 地抑制	478
第五节 新生 RNA 的剪接和修饰	478
一、除去内含子的剪接过程	479
二、真核生物 mRNA 进行装饰性加工	481
三、不同 RNA 剪接方式导致一个基因 多种产物	484
四、核糖体 RNA 和 tRNA 的转录后 加工	484
五、细胞 RNA 以不同速度降解	488

## 第十八章 蛋白质的生物合成与修饰

第一节 概述	501
第二节 遗传密码的破译	502
一、三联体密码与阅读框	502
二、人工合成多核苷酸和无细胞体系	

repair) repair)	454
四、核苷酸切割修复	456
五、直接修复	456
六、重组修复与差错倾向修复	457
第六节 体内 DNA 重组过程	459
一、同源遗传重组有着多重的功能	459
二、重组需要特殊的酶	461
三、同源重组是 DNA 修复的重要途径	462
第七节 位点特异遗传重组	463
一、可转座遗传因子可从一个座位转移到 另一座位	465
二、免疫球蛋白基因的重组	466
提要	467
思考题	468

六、多核苷酸磷酸化酶合成随机顺序的类 RNA 多聚物	488
第六节 核酶	488
一、I 类内含子的酶学特性	488
二、M1 RNA	489
第七节 以 RNA 为模板的 DNA 和 RNA 合成	490
一、反转录酶从病毒 RNA 产生 DNA	491
二、逆转录病毒引起癌症和艾滋病	492
三、用 HIV 反转录酶抑制物治疗 艾滋病	493
四、许多转座子, 逆病毒和内含子可能 有共同的进化始祖	493
五、端粒酶是一种特殊的反转录酶	494
六、一些病毒 RNA 是由 RNA 指导的 RNA 聚合酶复制的	495
七、SELEX 方法产生具有新功能的 RNA 聚合物	495
八、一个由未知功能 RNA 组成的 RNA 世界	496
提要	499
思考题	499

蛋白质合成	503
三、三核苷酸诱导氨酰 tRNA 对核糖体 的特异结合	503
四、具有特定重复顺序多聚核糖核苷酸	

模板的合成	504
第三节 遗传密码的几个重要特性	505
一、遗传密码的几个重要特性	505
二、翻译移码和 RNA 编辑 (RNA editing)	506
三、tRNA 对密码子的识别	507
四、遗传密码的天然改变	509
五、病毒 DNA 中不同阅读框的重叠 基因	511
第四节 蛋白质的生物合成	511
一、核糖体是一个复杂的超分子结构	512
二、转移 RNA 具有特征性结构	513
三、氨酰-tRNA 合成酶和它们催化的 反应	514
四、一些氨酰-tRNA 合成酶具有校对 (proofreading) 功能	515
五、氨酰-tRNA 合成酶对 tRNA 的识别	517
六、多肽链的合成从氨基末端开始	518
七、一个特定氨基酸起始蛋白质的合成	518
八、多肽合成起始的三个步骤	519
九、延长阶段中肽键的形成	520
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	521
十一、多肽合成的终止	523
第五节 多肽链的折叠与加工	526
一、氨基末端和羧基末端的修饰	526
二、信号序列的切除	526
三、氨基酸残基的修饰	526
四、糖侧链的连接	526
五、异戊二烯基团的附加	527
六、辅基的附加	528
七、蛋白酶水解修饰	528
八、二硫键的形成	528
九、蛋白质合成受许多抗生素和 毒素抑制	528
第六节 蛋白质投递和降解	528
一、许多真核蛋白的翻译后修饰开始 于内质网	529
二、糖基化在蛋白质投递过程中起 重要作用	529
三、线粒体和叶绿体蛋白的投递	532
四、通往细胞核的信号顺序	533
五、细菌蛋白质投递途径的信号序列	533
六、细胞通过受体介导的胞饮作用 (pinocytosis) 输入蛋白	533
七、所有细胞中蛋白质的降解是由专一 的系统进行的	534
提要	535
思考题	536

## 第十九章 基因表达的调节

第一节 基因表达调节的原理	538
一、RNA 聚合酶结合启动子顺序	539
二、转录起始接受 DNA 结合蛋白的 调节	539
第二节 基因的调节单位——操纵子	541
一、许多原核基因是以操纵子为单位 调节的	541
二、乳糖操纵子的负调节作用	541
第三节 调节蛋白与 DNA 的结合	543
一、调节蛋白有独立的 DNA 结合 结构域	543
二、螺旋-转角-螺旋	545
三、锌指	546
四、同质异形结构域	546
第四节 蛋白质与蛋白质的相互作用	546
一、调节蛋白的蛋白质-蛋白质相互作用 结构域	546
二、亮氨酸拉链	547
三、碱性螺旋-环-螺旋	547
第五节 原核生物基因表达的调节	548
一、Lac 操纵子的正调节系统	548
二、阿拉伯糖操纵子的正调节和负调节 作用	549
三、色氨酸操纵子的转录弱化调节	551
四、SOS 反应的诱导	554
五、核糖体蛋白与 rRNA 合成的协调	554
六、遗传重组对基因表达的调节	556
七、mRNA 的功能受小分子 RNA 的调节	557
八、RNA 开关	558
第六节 $\lambda$ 噬菌体的发育调节	560
一、噬菌体 $\lambda$ 对大肠杆菌的感染	560
二、噬菌体 $\lambda$ 的溶菌繁殖	561
三、反终止作用 (antitermination)	562
四、 $\lambda$ 溶原的建立 (establishing lysogeny)	565
五、溶原状态的维持和 $cI$ 基因的自我 调节	566

六、 $\lambda$ 感染命运的决定：溶菌周期或溶原化	567
七、溶原的诱导	569
第七节 真核基因表达的调节	569
一、转录活性染色质在结构上区别于灭活染色质	569
二、染色质的乙酰化和核小体置换	570
三、许多真核启动子是正调节的	570
四、反激活蛋白和辅激活蛋白促进普通转录因子的组装	571
第八节 真核基因表达的调节蛋白	572
一、TATA结合蛋白	572
二、DNA结合反激活蛋白(DNA-binding transactivator)	572
三、辅激活蛋白复合物	572
四、转录激活过程	572
五、可逆转录激活	573
六、酵母半乳糖代谢基因既有正调节也有负调节	573
七、结合 DNA 的反激活蛋白具有组件型结构	574
八、真核基因表达的细胞间和细胞内信号调节	575
九、通过磷酸化核转录因子的调节	576
第九节 真核生物 mRNA 的翻译阻遏	577
第十节 发育过程中调节蛋白的级联控制	578
一、母性基因	579
二、节化基因	579
三、同质异形基因	580
四、Epigenetics(表遗传学)	580
第十一节 由 RNA 干扰介导的基因沉默	581
一、RNA 干扰	581
二、真核生物 RNA 介导的基因表达调节	582
提要	583
思考题	584

## 第二十章 重组 DNA 技术与基因组学

第一节 DNA 克隆技术的基础	586
第二节 重组 DNA 技术的基本操作原理	586
一、重要的工具酶	586
二、DNA 克隆的载体	587
三、目的基因的获得	591
四、DNA 的体外重组	593
五、将重组 DNA 导入细胞的技术	593
六、筛选克隆细胞	594
第三节 重组 DNA 技术的应用	595
一、重组 DNA 技术产生新品种新选择	595
二、法医学的强大武器——DNA 指纹法	595
三、工程化微生物用于地下采油、采矿及消除环境污染	596
四、基因治疗与遗传性疾病的基因诊断	596
第四节 基因组文库和基因组学	597
一、DNA 文库提供基因组特异的遗传信息目录	597
二、多聚酶链式反应扩增特异性 DNA 片段	599
三、基因组测序提供最完善的基因文库	600
第五节 从基因组到蛋白质组	602
一、蛋白质组和蛋白质组学	602
二、序列和结构相关性提供蛋白质功能的信息	602
三、细胞基因表达图谱 (cellular expression pattern)	603
四、双向凝胶电泳	604
五、DNA 微阵列	604
六、蛋白质芯片 (protein chip)	605
七、蛋白质相互作用的检测	605
八、基因组成分的比较	605
九、纯化蛋白质复合物	605
十、酵母双杂交分析 (yeast two-hybrid analysis)	605
提要	607
思考题	608
参考文献	609
生化英汉名词对照及索引	610

# 第一章 絮 论

## 第一节 生命的特征和生物化学的研究范畴

150亿~200亿年前，宇宙产生于一次热核的、能量巨大的亚原子微粒大爆炸，在一瞬间形成了最小的元素氢和氦。当宇宙膨胀和冷却下来的时候，在重力的影响下，物质凝集形成星球。有些星球太大，又爆炸形成超新星（supernovae）。释放出的能量使较小的原子核融合成较复杂的元素，最后经过多少亿年后，产生了地球本身和存在于当今地球上的化学元素。大概在40亿年前，生命诞生了。最初是最简单的微生物，它们能够吸收有机化合物或太阳光的能量，利用地球表面的元素和化合物制造一系列更复杂的生物分子（biomolecules）。

生物化学研究的是成千上万不同的无生命的生物分子怎样产生有显著特征的活的有机体。当这些分子独立存在时，它们服从所有用于描述无生命物质行为的物理和化学定律。而且所有发生在有机体中的过程也服从这些定律。生物化学要揭示何以这些构成活机体的无生命分子的组合和相互作用，就能维持和繁衍这么多活生生的生命。

生物体具有其他物质的集合所不具有的杰出特征，那么，什么是活机体所具有的独特性质？以下六点概括了生物体的独特性质：

### 生物体具有高度的化学复杂性和精细的微观组织

成千上万种不同的分子组成细胞精细的内部结构。每种分子都有着它自己的特殊组成单位和排序顺序。它们具有独特的三维结构，且在细胞内有着高度选择性的结合伙伴。

### 生物体有着从环境中吸收、转化和使用能量的系统

这个系统使得生物体能建立和维持他们的精密结构，并且用这种能量去做化学功、机械功、渗透压功和电功。而无生命物质只能蜕变、腐朽、趋于更加紊乱，趋于和环境平衡。

### 生物体具有精确的自我复制和自组装（self-assembly）能力

一个细菌细胞放在一种灭菌的营养介质中24h之内可以产生十亿个相同的子代细胞；每个细胞含有成千上万种不同的分子，有些分子极端复杂；每个子代细菌是原来细菌细胞的忠实复制品，它的结构信息完全来自于原来细胞的遗传物质。

### 生物体能够感觉到环境改变并有作出反应的能力

生物体总是调整生物个体内部的化学变化以适应环境改变的需要。

### 生物体内部的化学成分及它们之间有规律的相互作用各具有独特的功能

这种特征不单存在于宏观结构，如植物的树干和叶子；动物的心脏和肺，而且存在于细胞内的微观结构和单个化学成分。生物体内的化学成分之间的相互作用是动态的，一种成分的改变会引起另一种成分的协同或补偿改变，而整体所表现出的特点是生命，这是其他各种化学组分所不具有的。各种生物分子的组合执行着一种程序，最终结果是这种程序的再生和生命的自我延续。

### 生物的进化

有机体可以改变可遗传的生活方式以使自己适应环境的改变，亘古进化的结果造成生命形式的丰富多样性和其外观的巨大差异性。但是，由于他们有共同的祖先而具有根本上的相关性。鸟类、牲畜、植物和土壤微生物与人类拥有共同基本结构单位——细胞，拥有相同类型的生物大分子——DNA、RNA和蛋白质，以及组成这些大分子的单体（monomeric sub-