

生 物 化 学

毛德寿 等编著

大连理工大学出版社

插图: 李沈普 周敬业

生 物 化 学

sheng wu hua xue

毛德寿 等编著

大连理工大学出版社出版发行
(大连市甘井子区凌水河)

航空部六〇一所印刷厂
印刷

开本: 787×1092 1/32
1989年6月第1版

印张: 20

字数: 420千字

1989年6月第1次印刷

印数: 0001—3000册

责任编辑: 崔久清 王君仁

责任校对: 卢铁栋

封面设计: 陈景泓

ISBN 7-5611-0208-9/Q·8

定价: 6.80元

内 容 提 要

本书共四篇十七章，内容包括：绪论，生物化学中的某些概念，蛋白质的化学组成、性质和分类，蛋白质的一级结构及其与功能的关系，蛋白质的构象及其与功能的关系，酶的化学组成和结构，酶的催化作用原理，糖代谢，生物氧化与生化能力学，脂类代谢，蛋白质的水解及氨基酸代谢，核酸的构件分子—核苷酸，核酸的结构和性质，遗传物质的复制、修复和重组，转录；RNA的合成与加工，翻译；蛋白质的生物合成，物质代谢的相互联系及其与环境的协调统一，和物质代谢的调节与控制。

本书是综合大学、师范院校生物学各专业的教材，也可供农学、林学、医学院校的大学生和科技工作者参考。

前 言

教材建设是教学改革的一个重要方面。长期以来,我国高等学校试用的生物化学教材,体系比较单一,版本也不多。我们辽宁省三所高校的生化同行,自1985年全国生物化学教学、教材讨论会之后,就开始酝酿联合编写一本更适合我们普通高校生物系各专业使用的生化教材。经过较长时间的准备工作,参阅了近年来国内外的有关教材和资料,并结合各自多年教学经验,经讨论确定了本教材的体系、结构和内容大纲。通过一年的集体努力,书稿几经修改,现终于出版发行。

本书在结构、体系上是以生物分子的结构与功能关系为主线,将生命物质划分为生物功能大分子、生物能源物质和生物遗传大分子三大类,在分别论述的基础上加以贯穿综合。全书共分四篇:第一篇,生物功能大分子——蛋白质和酶的结构与功能;第二篇,生物能源物质的代谢和生化能力学;第三篇,生物遗传信息大分子——核酸的结构与功能;第四篇,物质代谢的调控及其与环境的统一。

本书对生物化学的基本概念、基本原理和基本理论作了比较系统和详细的阐述,并注意充分反映本学科的新进展,做到理论联系实际,力求文字通俗易懂,概念、定义明确,对比鲜明,图文并茂,便利学生阅读。

本书绪论、第一至五章由毛德寿编写;第六章由李士兰

编写；第七、十章由赵金星编写；第八、九章由宣振安编写；第十一、十二章由毛香芝编写；第十三至十五章由王积堂编写；第十六、十七章由张耘生编写。本书由毛德寿发起、主持并负责统稿。扉页作者署名按篇章先后为序。

本书在编写过程中得到北京大学生物系李建武教授的热心帮助和指导。李教授不仅为我们提供了宝贵的资料，并精心审阅了全部书稿。值此本书出版之际，我们谨向李建武教授表示衷心感谢。在本书出版过程中还得到辽宁大学、辽宁师范大学和沈阳师范学院三所院校有关部门的领导及同志们的大力支持，以及大连理工大学出版社的通力合作，在此一并致谢。

由于我们的教学经验和知识水平所限，本书肯定会有许多不足之处，错误也在所难免，恳切希望同行专家和广大读者给予批评指正。为共同搞好生物化学教材建设而努力。

编写组1989年元月

目 录

绪论

生物化学的涵义、研究对象和内容.....	1
生物化学发展简况.....	2
生物化学在生物学和医学科学中的地位.....	5
生物化学与工农业生产.....	6

第一章 生物化学中的某些概念

1.1 空间、时间和能量.....	8
1.2 生物元素、构件分子和生物分子.....	9
1.3 生物化学中的某些物理化学原理.....	13

第一篇 生物功能大分子——蛋白质和 酶的结构与功能

第二章 蛋白质的化学组成、性质和分类

2.1 蛋白质的元素组成.....	23
2.2 蛋白质的构件分子——氨基酸.....	23
2.3 蛋白质的肽链组成.....	45
2.4 蛋白质的重要性质.....	48
2.5 蛋白质的分类.....	56

第三章 蛋白质的一级结构及其与功能的关系

3.1 肽的结构.....	63
3.2 一级结构的测定.....	68
3.3 一级结构与分子进化.....	78
3.4 一级结构与分子病.....	82
3.5 一级结构与生理功能.....	84

第四章 蛋白质的构象及其与功能的关系

4.1 构型与构象的概念.....	91
4.2 肽链主链构象的结构单元.....	91
4.3 蛋白质侧链构象.....	96
4.4 二级、三级和四级结构的概念.....	97
4.5 稳定蛋白质构象的次级键.....	98
4.6 蛋白质分子的三级折迭.....	101
4.7 纤维蛋白的结构与功能.....	105
4.8 球蛋白结构与功能.....	112

第五章 酶的化学组成和结构

5.1 酶的命名和分类.....	125
5.2 酶的化学组成.....	129
5.3 酶蛋白的结构.....	134
5.4 辅酶的结构与作用.....	143

第六章 酶的催化作用原理

6.1 酶的催化作用特性.....	171
6.2 酶促反应动力学.....	176
6.3 酶的作用机理.....	201
6.4 某些酶的活性中心及其作用机理.....	211

第二篇 生物能源物质的代谢与生化能力学

第七章 糖代谢

7.1 新陈代谢的概念.....	221
7.2 糖代谢通论.....	231
7.3 糖的胞外和胞内酶促降解.....	232
7.4 糖的无氧酵解——EMP 途径.....	235
7.5 糖的需氧分解代谢——TCA 循环.....	247
7.6 磷酸己糖支路——HMS 途径.....	265
7.7 分解代谢不同途径之间的关系.....	272
7.8 糖的合成代谢.....	273
7.9 糖代谢异常.....	281

第八章 生物氧化与生化能力学

8.1 生物氧化与生化能力学的概念.....	283
8.2 生化能力学的基本原理.....	287
8.3 生物氧化体系——呼吸链.....	301
8.4 氧化磷酸化作用.....	310
8.5 非线粒体氧化体系.....	324

第九章 脂类代谢

9.1 重要脂类的化学.....	327
9.2 脂类的生理功能.....	334
9.3 脂类的消化和吸收.....	336
9.4 脂肪代谢.....	339
9.5 磷脂代谢.....	367

9.6 胆固醇代谢	375
9.7 前列腺素	380
9.8 脂类代谢紊乱	382

第十章 蛋白质的水解及氨基酸代谢

10.1 蛋白质的水解	385
10.2 氨基酸的脱氨基作用	387
10.3 氨基酸脱氨产物的去路	396
10.4 氨基酸脱羧基作用及其产物的代谢去路	405
10.5 氨基酸的生物合成	408
10.6 某些氨基酸的代谢特点	411
10.7 一碳单位的产生、互变与转移	418

第三篇 生物遗传信息大分子——核酸的结构与功能

第十一章 核酸的构件分子——核苷酸

11.1 核苷酸的结构	426
11.2 核苷酸的性质	434
11.3 核苷酸的分解代谢	440
11.4 核苷酸的生物合成	445

第十二章 核酸的结构和性质

12.1 DNA 的一级结构	462
12.2 DNA 的序列测定	466
12.3 DNA 的双螺旋二级结构	474
12.4 DNA 的三级结构	479

12.5 RNA 的结构.....	485
12.6 RNA 一级结构的测定.....	494
12.7 核酸的性质.....	497

第十三章 遗传物质的复制、修复和重组

13.1 DNA 复制.....	506
13.2 DNA 复制的机制.....	507
13.3 DNA 聚合酶和连接酶.....	519
13.4 DNA 的损伤和修复.....	524
13.5 RNA 的复制.....	527
13.6 DNA 重组.....	532

第十四章 转录：RNA的合成与加工

14.1 概念.....	539
14.2 RNA 聚合酶.....	540
14.3 转录机制.....	542
14.4 转录的抑制剂.....	546
14.5 转录和加工.....	550

第十五章 翻译：蛋白质的生物合成

15.1 核糖体 RNA 与核糖体.....	556
15.2 信使 RNA 与遗传密码.....	559
15.3 转移 RNA 与氨酰 tRNA 合成酶.....	566
15.4 蛋白质合成机制.....	568
15.5 多肽链合成后的加工.....	575
15.6 蛋白质生物合成的抑制剂.....	576

第四篇 物质代谢的调控及其与环境的统一

第十六章 物质代谢的相互联系及其与环境的协调统一

16.1 物质代谢的相互联系·····	579
16.2 代谢与环境的协调统一·····	585
16.3 生物物质循环·····	589

第十七章 物质代谢的调节与控制

17.1 代谢物的诱导与竞争效应·····	594
17.2 代谢产物的反馈与阻遏效应·····	598
17.3 能荷对代谢的调节·····	603
17.4 酶的效应·····	605
17.5 细胞结构的部位效应·····	607
17.6 激素的效应·····	611
17.7 神经系统对代谢的调节·····	617
17.8 基因表达的调控·····	618

绪 论

生物化学的涵义、研究对象和内容

生物化学 (Biochemistry) 是研究生命的分子基础或化学本质的科学, 即生命的化学。生物不同于非生物, 它有生长、发育、代谢、遗传以及衰老、病、死等现象, 欲知这些现象的本质和规律, 就必须从分子水平上去探讨。生物化学就是应用化学的原理和方法, 研究生物分子的化学组成、结构、物理化学性质和在生物体内的变化及其与生命现象的联系, 从分子水平上阐明生命物质运动规律的科学。

生物化学以生物为研究对象。生物种类繁多, 有动物、植物和微生物等。因此, 生物化学有动物生化, 植物生化, 微生物生化等分科。生物之间有差异, 也有共同之处。以一般生物共同特征为研究对象的, 称普通生物化学; 研究不同生物之间差异的, 称比较生物化学或进化生物化学。此外, 生物化学在医、药、卫生、农业和工业等方面都有应用, 因而又有医学生化, 药物生化, 农业生化, 工业生化等分支。医学生物化学主要以人体为对象, 故又称人体生物化学。

生物化学的研究内容, 主要包括下列几个领域:

(1) 生物体是由哪些物质组成的? 它们的结构和性质如何?

(2) 构成生物体的物质是否发生变化? 是怎么发生变化的? 变化的过程和规律是什么?

(3) 随着生命活动过程中物质变化的同时, 生命物质所包含的能量是怎么转化的? 转化的机理又是什么?

(4) 生物是个有机整体, 生命活动过程如生长、发育、生殖、代谢和运动等过程中的物质变化、能量转换是如何协调与统一的?

(5) 这些物质的结构、代谢和生物功能与复杂的生命现象之间有什么关系?

(6) 遗传的物质基础是什么? 遗传信息是怎么储存、如何传递与表达的? 又是如何调控的?

当然, 人们研究生物化学的目的并不限于了解上述现象, 而是在于利用已经了解和掌握的知识去改造自然, 使生物化学更好地为工农业生产和维护人民健康服务, 促进生物学、医学和农学等科学的发展。

生物化学发展简况

科学的发生和发展是由生产决定的。人的认识, 主要地依赖于物质的生产活动, 逐步地了解自然的现象、自然的性质、自然的规律性。人类经历了漫长的奴隶社会和封建社会之后, 在劳动人民积累起丰富生产实践经验的基础上, 欧洲资本主义的兴起和发展, 为自然科学创造了进行研究、观察、实验的条件, 促进了近代物理、化学、生物学和医学的发展。在这些学科有了一定发展的前提下, 十八世纪的化学家开始了生命化学的研究, 并在十九世纪得到迅速发展。二十世纪初, Neuberg 提出 “Biochemistry” 这个名称, 生物化学才真正成了一门独立学科。本世纪以来, 通过无数生物化学家的共同努力, 生物化学得到突飞猛进的发展, 已成

体系完整、内容丰富的新学科。纵观生物化学的发展历史，可以约略地划分为叙述生物化学、动态生物化学和机能生物化学等三个阶段。

（一）叙述生物化学阶段

近代生物化学的发展可以追溯到十八世纪中叶 Scheele 对生物体各种组织化学组成的研究，以及后来 Liebig 对生物物质的定量分析。十九世纪上半叶，Wöhler 人工合成哺乳动物含氮物质代谢产物脲 ($\text{H}_2\text{N}-\text{CO}-\text{NH}_2$) 的成功，使认为有机物只能在生物体内合成的“活力论”破了产。这就为生物化学发展扫清了障碍，开辟了广阔的道路。二十世纪初，德国有机化学家 Fischer, E. 不仅发现了多种氨基酸、确立了糖和氨基酸的结构，并用化学方法合成了十八肽，提出了蛋白质结构的肽键理论。至本世纪中叶，生物体主要组分糖类、脂类、蛋白质和核酸等的化学组成、分子结构先后得到了阐明。1965年，我国首先合成胰岛素成功，开创了人工合成生物活性物质的新时代。此外，我国在核酸合成方面在国际上也达到了先进水平。

（二）动态生物化学阶段

早在1785年，Lavoisier 证明呼吸过程包含有氧化作用，提出生命过程即氧化过程的见解。他的这一研究可以看作是生物氧化及能量代谢研究的开端。接着，Beaumont 及 Bernard 在消化研究上，Pasteur 在发酵研究上，相继作出了卓越贡献。1897年，Buchner 用酵母无细胞体系发酵获得成功，开辟了发酵过程化学研究道路，奠定了酶学 (Enzymology) 基础。1906年，Harden 和 Young 二氏又发现辅酶 (Coenzyme) 的存在，使酶学的发展更向前推进了一步。1926年，Sumner

首次分离出脲酶 (urease) 结晶。接着, 胃蛋白酶、胰蛋白酶等也相继结晶成功, 并证明这些酶的化学本质是蛋白质。酶学的发展, 代谢研究的深入, 使糖酵解 (glycolysis)、三羧酸循环 (tricarboxylic acid cycle, TCA)、脂肪酸 β -氧化、鸟氨酸循环 (urea cycle, ornithine cycle) 等途径先后得到了阐明。

在代谢研究深入发展的同时, 在营养学方面, 研究了人体对蛋白质的需要及其需要量, 先后发现了必需氨基酸、(essential amino acid)、必需脂肪酸 (essential fatty acid)、多种维生素及一些不可缺少的微量元素等。五十年代以后, Meyerhof, Warburg 等在代谢能量的产生和利用上作了最基本的阐述, 指出腺嘌呤核苷三磷酸 (简称腺三磷, ATP) 是代谢能量产生和利用的关键化合物, 提出呼吸链及氧化磷酸化理论, 从而建立了生物能量学 (Bioenergetics) 这一生物化学分支。

(三) 机能生物化学阶段

本世纪四、五十年代以后, 由于各种现代化技术和设备, 如电镜技术、各种类型的层析和电泳技术、超速离心技术、X-射线衍射技术、各种光谱分析等的发明和发展。生物化学发展进入了阐明生物分子结构与功能相互关系的机能生物化学阶段。首先, Pauling 等用 X-衍射技术, 研究毛发等角蛋白的结构, 相继提出多肽链 α -螺旋 (α -helix) 和 β -折迭模型。其次, Sanger于1953年发表胰岛素分子的氨基酸顺序测定结果。在蛋白质二级结构研究的启示下, Watson与Crick在前人工作之基础上, 于1953年提出了DNA双螺旋结构模型, 这一报告被认为是分子生物学诞生的信号。此后,

许多实验室相继作出一系列惊人发现，直至最后阐明了细胞遗传信息传递和蛋白质合成及其专一性机理，将遗传现象与蛋白质结构和功能有机地联系了起来，为遗传工程的研究奠定了基础。七十年代以来，基因重组的突破和所取得的惊人成就，更加大大推动了分子生物学的发展。

从上述生物化学发展的简况介绍中，不难看出这三个阶段并不是截然分划的，而是彼此重迭，互相联系的。虽然现代生物化学已进入机能生物化学阶段，探讨生物分子结构与功能关系是中心任务，但对生物体组成、生物分子结构、生物体内各种物质代谢途径等的研究远未完竣，仍有众多问题尚待研究。

生物化学在生物学和医学科学中的地位

生物化学是一门近代边缘科学。近几十年来，由于生物化学知识和资料的大量积累，特别是五十年代以来的许多突破性进展，比如蛋白分子一级顺序和三维构象的测定，DNA双螺旋模型的建立，遗传密码（genetic code）“字典”的破译等，使生物学研究从定性描述，进入了定量分析，从细胞水平进入了亚细胞和分子水平，并正在改变着整个生物学和医学科学的面貌，形成了分子生物学和分子医学等现代生命科学分支。

由此可见，当代生物化学在生物学和医学中，占有特别重要的地位。它是生物学和医学各学科的共同基础，特别是生理学、微生物学与免疫学、细胞生物学、遗传学、病理学、药理学等学科的基础，它也是分子生物学和生物工程技术的坚实基础。就连最古老的，长期认为与化学绝缘的分类学的发展也越来越依赖于生物化学。例如，细胞色素C的氨基酸

序列分析和同工酶 (Isoenzymes) 分布资料, 已被用于作为核对各种生物的种间分类关系和绘制进化树的重要依据, 它不仅可以研究从单细胞生物到多细胞生物的进化过程, 而且可以粗略估计现存各种属生物的分歧时间。这类研究被称为分子分类学。

现在, 几乎在所有生物学科和医学学科的名称之前, 都冠以“分子”字样, 这是生物化学在生命科学中重要地位的一个例证。

与此同时, 生物化学的飞速发展, 还使当代生物学家和医学家, 有能力去迎接生物科学和医学中面临的许多重大挑战。比如细胞彼此间是如何识别的? 细胞生长、发育和分化是如何控制的? 记忆的分子机理是什么? 肿瘤是怎么发生的? 痴呆症的原因是什么? 等等, 等等。

生物化学与工农业生产

生物化学在工业上的应用相当广泛: 食品工业, 发酵工业, 抗菌素制造工业, 制药工业, 生物制品工业, 皮革工业等, 都与生物化学有密切关系。生物化学不仅为这些工业的生产过程提供理论基础和工艺技术, 并为其技术改造创造条件。特别是七十年代以来, 发酵工程、细胞工程、酶工程和基因工程等研究所取得的重大进展, 正在为把生物的化学过程应用于工业生产展现出更加美好的前景, 将使这些工业的许多技术体系产生重大的变革。

生物化学也是现代农业的基础, 育种、耕种、施肥、农产品保存和加工等无不需要生化知识。尤其对未来农业, 其意义就更为深远。比如若能深入地认识光合作用和固氮作用