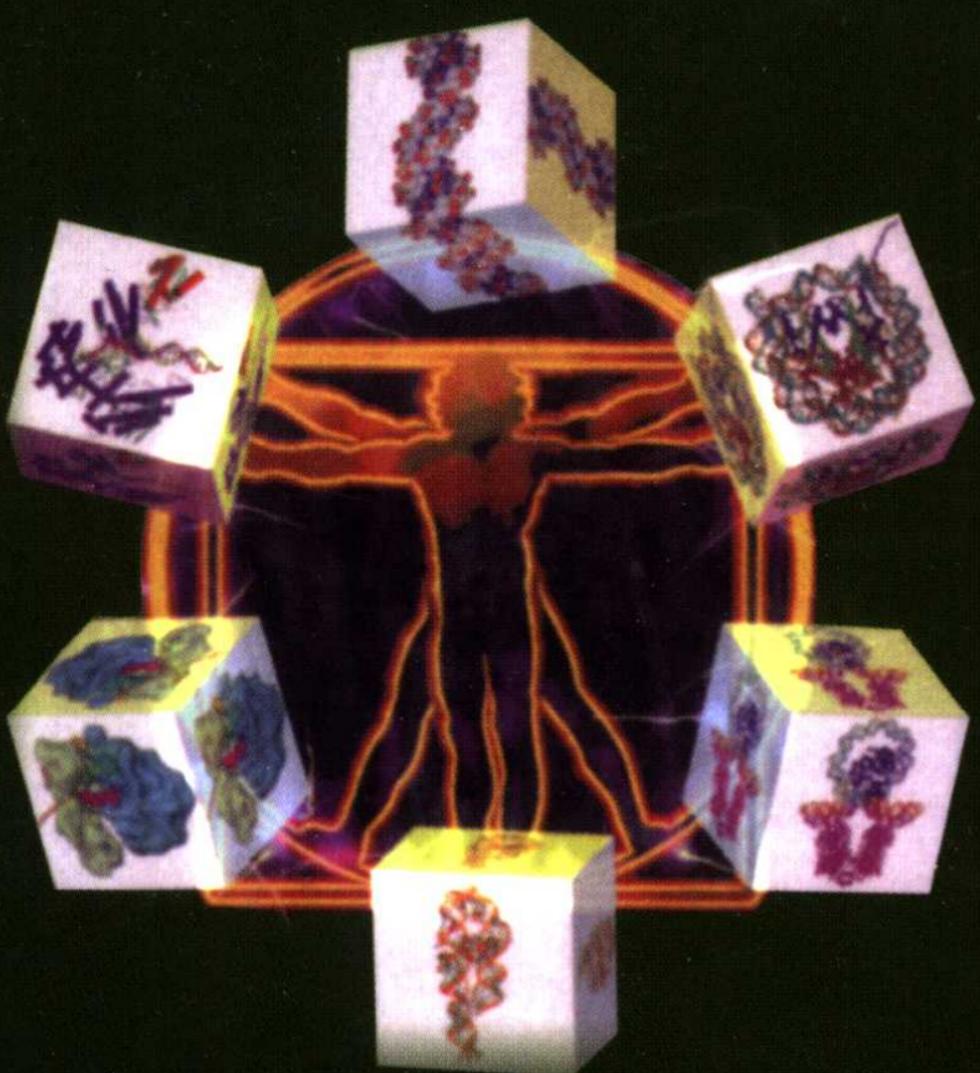


生命科学名著

D. 沃伊特
〔美〕J.G. 沃伊特 著
C.W.普拉特

朱德煦 郑昌学 主译



基础生物化学

(上册)

FUNDAMENTALS

OF BIOCHEMISTRY



科学出版社
www.sciencep.com



基础生物化学

(上册)

D. 沃伊特

[美] J.G. 沃伊特 著

C.W. 普拉特

朱德煦 郑昌学 主译

科学出版社

北京

基础生物化学

(下册)

D. 沃伊特

[美] J.G. 沃伊特 著

C.W. 普拉特

朱德煦 郑昌学 主译

科学出版社

北京

图字:01-2000-0443

内 容 简 介

本书是著名的生物化学优秀教材 *Fundamentals of Biochemistry* 的中文版,由南京大学和清华大学具有丰富教学经验的教授主译。全书以适合教学的方式来组织内容,包括生物大分子、酶、代谢、基因表达等,重点介绍了生物大分子结构、化学机制、进化关系等,对生物化学历史的发展也作了适当的阐述,以提高学习兴趣,启发学生的创造性思维。每章后面附有小结、参考文献、关键词、学习思考题、练习题,有利于学生复习和巩固所学内容。书后还附有含全书彩图的光盘,使教学更形象直观。本书文字简明扼要,插图精美,主线明确,富有启发性。适合作为综合性大学生命科学领域的教师和高年级本科生以及科研人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

基础生物化学/(美)沃伊特(Voet, D.)等著;朱德煦,郑昌学主译.—北京:科学出版社,2003.8
(生命科学名著)
ISBN 7-03-010951-1
I. 基… II. ①沃… ②朱… ③郑… III. 生物化学-教材: IV. Q5
中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 089658 号

责任编辑:王 静 庞在堂 谢灵玲 余和芬 陈欣然/责任校对:钟 洋
责任印制:刘士平/封面设计:槐春明

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

源海印刷有限责任公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2003年8月第一版 开本:787×1092 1/16

2003年8月第一次印刷 印张:77 1/4

印数:1—3 000 字数:1 767 000

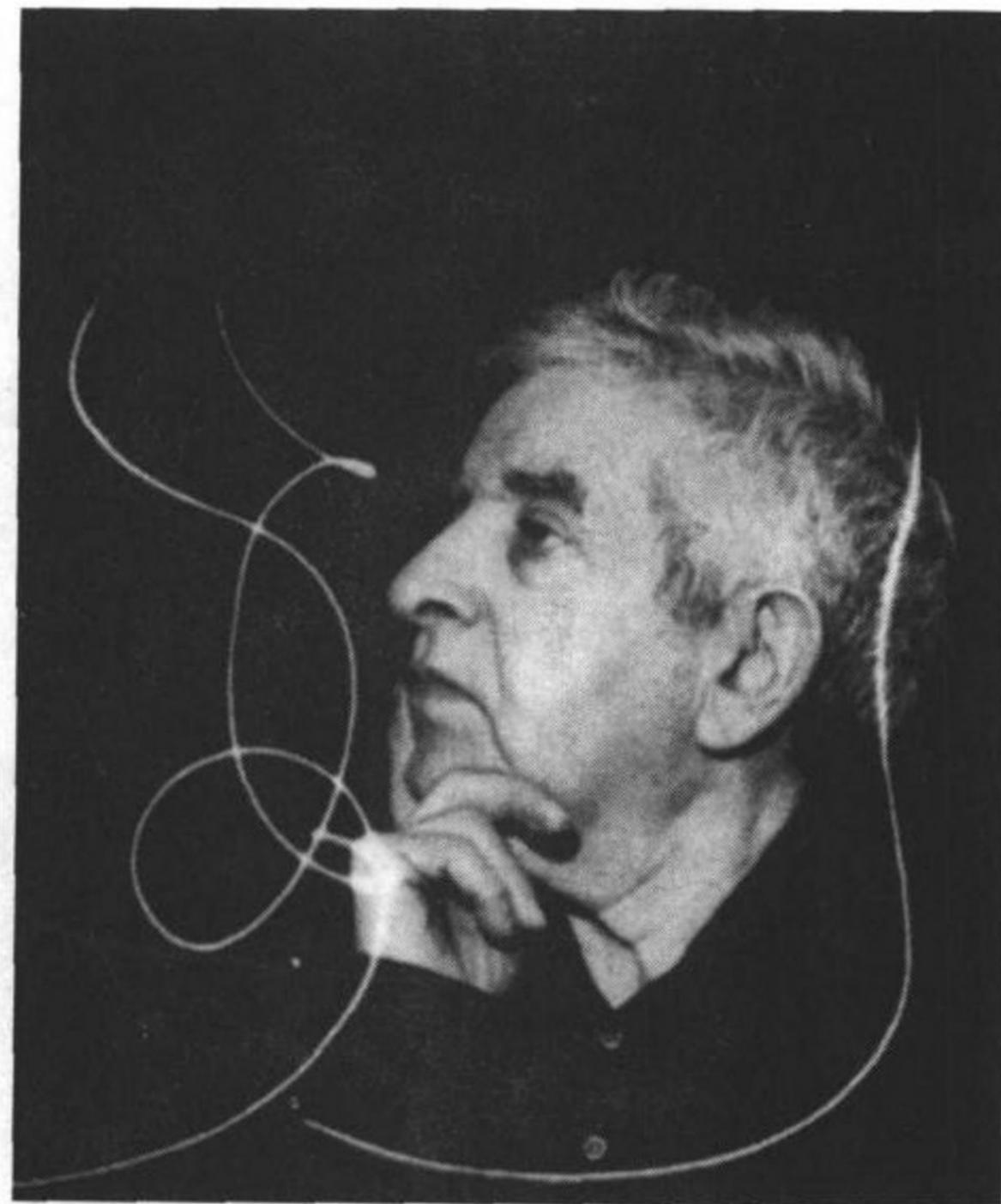
定价:128.00 元(上、下册)

(如有印装质量问题,我社负责调换〈新欣〉)

献 给

艺术家、教师、朋友

Irving Geis



(蒙 Sandy Geis 慨允)

Fundamentals of Biochemistry

Donald Voet, Judith G. Voet, Charlotte W. Pratt

© 1999 John Wiley & Sons, Inc.

All rights reserved

参译人员

主译:朱德煦 郑昌学

参译(按汉语拼音排序):

陈兰明 陈钧辉 蔡国平 段明星

江雪源 金以丰 刘祖同 刘征

史景熙 王进 王希成 易祖华

郑伟娟 张洪祖 张敏跃 周玉祥

中文版序

生物化学无疑是一个有巨大魅力和广泛用途的领域,它与我们自身的关系日益密切。人类的生活质量,特别是在医学和营养学方面,因为我们对生物化学的了解迅速增长而得到很大改善。的确,几乎过去的每一天都在报道着生物医学的新发现,而这些发现对人类是十分有益的。相关知识领域的进一步发展,将使我们在了解自然和控制我们命运的过程中获得更丰硕的成果,所以,对于从事生物医学事业的学生而言,精通生物化学具有极为重大的意义。

生物化学,正如其名,是一门将化学与生物学结合在一起的学科。它是千万个有才能和具有献身精神的科学家,为了了解我们称之为生命的一系列复杂化学反应的分子基础,历经了一个多世纪努力奋斗的结果。人类从事医学、农业、了解自身和其他生物的方法,已经起了巨大的变化。现在已经清楚,生命在分子尺度上具有同一性,这对上一代以前的生物学家是不可想像的。而且,生命的化学是一门实验化学家尚未开始去接近的复杂而精确的学科。因此在几乎所有的科学领域的教学中,生物化学都占有重要的地位。我们希望《基础生物化学》的中文版将使更多学生接触到生物化学这一学科,同时也希望这些知识使他们和其他人的生活丰富多彩。



Donald Voet
Judith G. Voet
October 2, 2002
(清华大学 周玉祥 译)

Preface for the Chinese Translation of *Fundamentals of Biochemistry*

Biochemistry is a field of enormous fascination and usefulness, arising, no doubt, from our own self-interest. Human welfare, particularly its medical and nutritional aspects, has been vastly improved by our rapidly growing understanding of biochemistry. Indeed, scarcely a day passes without the report of a biomedical discovery that benefits a significant portion of humanity. Further advances in this expanding field of knowledge will almost certainly lead to even more spectacular gains in our ability to understand nature and to control our destinies. It is therefore of great importance that students embarking on a career in biomedical sciences be well versed in biochemistry.

Biochemistry, as its name indicates, brings together the subjects of chemistry and biology. It is the result of efforts by tens of thousands of talented and dedicated scientists over a period of more than a century to understand the molecular basis of the complicated series of chemical reactions that we call life. It has greatly changed the way medicine is practiced, the way agriculture is carried out, and the way we view ourselves and other living things. Life, it is now clear, has a unity on the molecular scale that biologists of only a generation ago could not imagine. Moreover, the chemistry of life has a sophistication and precision that laboratory chemists have not yet begun to approximate. Thus, biochemistry has numerous important lessons to teach nearly all scientific disciplines. It is therefore our hope that the Chinese translation of *Fundamentals of Biochemistry* will expose many students to the subject of Biochemistry and that this knowledge will make a difference in their lives and the lives of others.



Donald Voet

Judith G. Voet

October 2, 2002

译者序

生命科学自进入分子水平以来,发展迅猛,新知识和新发现大量涌现。从事生命科学和医学的广大研究工作者、高校教师和学生很需要一本有一定广度、能反映本学科最新进展、论述清晰的生物化学教材。D. Voet 和 J. G. Voet 等所著的《基础生物化学》内容详实、取材适当、图文并茂,并附有启发性的练习题、思考题及题解。特别是本书适当论述了研究者对生物化学重要发现所用的方法、思路和线索,对启发学习者的兴趣,从中学到科学的思维方法很有帮助。原书的彩色图解极大地增加了本书的可读性,对理解生物分子的结构和生物过程很有帮助。由于成本的限制,中文版不得不忍痛割爱,采用了黑白图片,我们建议读者充分利用所附光盘观察图解,以补中文版的不足。

为了早日使本书的中文版和读者见面,每一章都由一位译者翻译,由朱德煦和郑昌学校订。虽然我们制定了“翻译规则”,力求译文忠于原著,并在用词和语气上统一,但由于时间仓促和水平有限,错误在所难免,我们诚恳地希望读者给予批评指正。

南京大学 朱德煦
清华大学 郑昌学

前　　言

只有成功地把我们的知识传授给别人时的喜悦才可以和攻克难关时的兴奋相比。作为教师,撰写本书的目的就是从学生的需求出发来介绍生物化学,因而我们精心组织,广泛应用图解,条理清晰地编写了本书。我们追求的并不是写一本百科全书,而是力求展示一本有一定广度,并论述清晰的生物化学教材。引导学生进入一个不断扩展的知识领域。没有其他方法可以代替一本精心制作、广泛联系并易于使用的教科书。

熟悉 Donald Voet 和 Judith G. Voet 编写的《生物化学》一书的读者会高兴地发现《基础生物化学》保留了前者的全部知识体系,去除了部分冗繁的细节。但《基础生物化学》并不是《生物化学》的简略本,而是一本具有自己的组织体系和格调的全新著作。《基础生物化学》和它的亲本一样,体现了生物化学应该具有的化学严谨性,重视生物分子的结构、化学机制和进化关系。本书力求传授充满智慧的生物化学历史,使读者了解解决生物化学难题所用的工具和方法,以及引发新发现的线索。我们也注意涵盖本学科的最新发展,特别是对人类的健康与疾病,因为很多学习生物化学的学生今后都会在这一领域寻求发展。最后,我们希望借本书表达我们对完美的生命的结构及其化学的赞赏和敬畏。

本书的结构

《基础生物化学》由 5 部分组成:

1. 两章导论,涉及生命的起源、进化、热力学简介、水的性质及酸-碱化学。
2. 8 章涉及生物分子的结构,包括核苷酸、核酸、氨基酸、蛋白质、糖、脂和生物膜。
3. 两章讨论酶学。
4. 10 章讨论新陈代谢,包括一章导论,总览代谢途径、高能化合物的热力学和氧化-还原反应。其中一章涉及哺乳动物的重要代谢途径的整合、不同器官的代谢特点,以及代谢调控。
5. 5 章论述核酸的生物化学,其中导论一章中有一节特别介绍 DNA 结合蛋白,论述催化和调控复制、转录及翻译有关的蛋白质。

我们对《基础生物化学》内容的组织,是根据我们的讲授方法来安排的,但我们也知道许多教师沿用不同的教学提纲,因此本书的章节被划分在不同的部分,使教师和学生易于确定某一特定主题的位置及相关主题间的联系。我们希望这种形式可以减轻那些“一略而过”但又担心丢失关键信息的读者的顾虑。

本书在第 1 章中就介绍了热力学,因为它是理解疏水作用(第 2 章)和蛋白质结构(第 6 章)所必需的。代谢反应的热力学则在第 13 章代谢导论中再次被回顾,在这一章中也讨论了氧化反应,而电化学的内容则推后到第 17 章(电子转移与氧化磷酸化)中讨论。

考虑到核苷酸和核酸在生物化学中处于中心地位,因此本书在第 3 章中就论述了这些物质。实际上蛋白质化学的每一领域都和其编码基因的克隆、测序、表达和突变有关。因此要理解怎样研究蛋白质,以及蛋白质又是如何揭示进化的历史,必须先了解核苷酸在生物化学中的作用。对于已经熟悉 DNA 和 RNA 的生物学功能的学生,可以把这一章作为复习。这一章的设置也是为了方便读者在后半部分详细论述核苷酸之前能较好地理解蛋白质的进化。这一章也介绍了核苷

酸,例如 ATP 在代谢中的重要作用。第 3 章的内容也可以放在授课的较后阶段讨论;或者在讲授了其他生物大分子后结合第 23 章的内容讲授。第 23 章介绍核酸结构的细节和核酸-蛋白质的相互作用。

讲解酶学的两章(第 11 章)和(第 12 章)放在分子结构和代谢有关章节之间,但也可以紧接在蛋白质结构(第 6 章)或蛋白质功能(第 7 章)之后讨论。酶的作用机制(第 11 章)被安排在酶动力学(第 12 章)之前论述,以便在介绍较抽象的反应动力学之前,使学生较易理解酶是如何工作的。

类似地,糖(第 8 章)、脂(第 9 章)和膜(第 10 章)可以安排在酶之后(第 11、12 章)与其他大分子(第 3~7 章)一并讲解,或与新陈代谢相关的章节结合讲解。

中心代谢途径均被详细论述(如糖酵解和柠檬酸循环),可使学生认识到单个酶如何催化反应,以及酶又是如何协同作用以完成复杂的生化过程的。代谢途径的调控也是中心问题,但并不是所有的代谢途径的调控都详加阐述,特别是对某些脂和氨基酸的生物合成途径的调控未加描述。而关键性酶反应,由于它们有令人感兴趣的化学和调控性质,因此被重点阐述。代谢途径的重点放在哺乳动物的新陈代谢上,其他生物类型的有趣的代谢变异也有论述。学生可将重点放在人类的健康和疾病上。

实际上,所有糖代谢的内容都包含在第 14、15 章中,没有其他内容的干扰,有利于学生更好地辨析相反代谢途径的特点(如葡萄糖和糖原的合成和分解)。专有一章(第 21 章)整合哺乳动物的新陈代谢,阐述器官间交互的代谢过程,例如 Cori 循环和糖尿病的发生,只在这一章中充分论述。

第 24~26 章以平行的方式论述了 DNA 的复制、转录和翻译,便于学生比较这些过程的起始、延伸以及终止的类同点。

第 27 章涉及各种调节机制,将它们集中论述,以避免在转录和翻译等有关章节中再列入这些选读性内容,有利于集中对基本途径的讲述。

教学法特点

本书构建了几个指导学生的特别之处,有利于他们关注基本原理和帮助他们学习。每章的开始都有一幅图,描绘出这一章的主要内容,每一章的内容都安排成**提纲形式**,以帮助学生理解不同主题间的关系。

生化过程、化合物、酶以及疾病的名称,在第一次出现时都用黑体字标示。每章的结尾均列出**关键词**,便于学生定义或解释最重要的生化术语。这些关键词和其他一些术语,在书末的词汇表中都有定义,便于参考。强调实验结论和主要生化原理的**关键语句**都以楷体标示。

重点讲述结构、功能和代谢的**关键图表**,都有突出标示,以备仔细研究学习。例如肌肉内产生力的机制(图 7-29)、丝氨酸蛋白酶的催化机制(图 11-26)、柠檬酸循环(图 16-2)和大肠杆菌核糖体中的延伸循环(图 26-28)。在第 13~21 章中的**各重点总览图**,有助于学生学习复杂的代谢过程。

本书的**图解**,包括各种类型的示图,其制作的出发点是便于从不同角度观察生物分子和生物过程。许多图解是由问题的发现者首创的。本书也复制了取自研究论文的图示、计算机制作的分子模型、电子显微图、线条图表和示意图。

选读性附加材料都被置于框中,以使正文减少枝节性材料。采用了三种线框,所有选读性材

料都和正文密切相关,还提供额外的信息和思考的基础。**生物化学焦点**,包括技术描述、解决生化问题的方法以及可能超出本文范围的高层次信息(如框 3-2, PCR 的应用;框 11-2, 催化性抗体;框 23-3, 病毒核酸的包装)。**生物化学相关内容**,用于更理论性的主题,以使学生能将生化知识和其他领域的学习结合起来(如框 15-1, 优化糖原结构;框 24-5, 为何 DNA 不含尿嘧啶)。**健康和疾病的生物化学**,包括介绍生物化学缺陷导致的疾病(如框 6-4, 与蛋白质折叠有关的疾病;框 20-2, 紫质症)。

每章均有该章主要内容的小结,以便快速回顾。一套**学习思考题**使学生明确该章的主题,并检验自己掌握的程度。例如要求学生描述 α 螺旋(第 6 章)的氢键结构、底物循环(第 14 章)的代谢优势,以及真核细胞三种 RNA 聚合酶的功能(第 25 章),问题的答案虽未明确给出,但在文中都可找到。

每一章还有至少 10 道引人深思的**练习题**,这些问题不是简单的常规练习,而是需要应用新掌握的知识。书后附有所有这些问题的详细解答。

计算题包括热力学、pH 值计算、酶动力学和氧化还原化学等方面的问题。

列出的一些**参考文献**,主要是综述性文章,而不是全面的参考书,列在每一章的后面,以便学生获取额外的信息。重要或具有历史意义的原文,也列入参考文献中。本书也指出(附网址)怎样使用互联网查询有关蛋白质和核酸的序列、分子结构、酶的分类和代谢途径的数据库。

书后附有词汇汇编,包括本书所用生化术语的定义。

补充资料

《基础生物化学》提供以下补充材料:

- 只读光盘,包含《基础生物化学》一书中的所有图解,可以用电脑化投影仪在课堂上投影,或制成透明片。
- 一个网站(<http://www.wiley.com/college/voefundamentals>)包含补充资料,并可和其他站点链接。一套电脑评分测验,学生可以自己测试所掌握的知识,或由教师指定完成并评分。
- 为教师开设的电子邮件论坛。此项服务需预定,发一个电子邮件给 voefundamentals @ wiley.com,并在主题栏中标明“Subscribe”。

(南京大学 朱德煦 译)

致 谢

这本教科书是许多人无私奉献、辛勤努力的结晶,其中一些人要特别地指出:

Judith Allan 设计了本书的封面。Ellen Bari 引导并监督我们进行了 CD-ROM 和网站的开发。Irving Geis 给我们提供了出众的分子设计艺术并随时给我们以明智的建议。Laura Ierardi 将本书每一页中的课文、图和表巧妙地结合在一起。Suzanne Ingrao, 我们的出版经理, 精细地安排了本书的出版。Barbara Heaney, 我们的策划编辑, 协调全书艺术风格和编写计划, 以便我们能埋头写作。Madehyn Lesure 设计了书的印刷体例, 并提出有价值的建议。Cliff Mills, 我们的管理编辑, 精巧地组织和管理了整个项目。Hilary Newman 和 Ramon Rivera-Moret 收集了书中的大量图片, 并一直追踪它们。Connie Porks, 我们的文案编辑, 对打印稿作了最终修饰并更正了大量书写和打字的错误。Sandra Russell 和 Pamela Kennedy Oborski 是我们在 Wiley 出版社的出版经理。Edward Starr 和 Ishaya Monokolt 协助了插图制作。

本书使用的许多蛋白质和核酸的原子坐标取自 Brookhaven 国家实验室的蛋白质数据库。我们利用 Mike Carson 的 RIBBONS、Anthony Nicholls、Kim Sibar 和 Barry Honig 的 GRASP 及 BIOSYM 技术公司的 INSIGHTII 这些分子作图程序作出了蛋白质和核酸原子核型图, 还有一些图是别人的馈赠。他们也是用这些程序或 Thomas Ferrin、Conrad Huang、Laurie Jarvis 和 Robert Langridge 的 MIDAS 程序、Per Kraulis 的 MOLSCRIPT 程序及 Alwyn Jones 的程序作出的。

与本书一起提供的 CD-ROM 中的互动计算机图解是 ChimeTM 影像或 Kinemages。基于 Roger Sayle 的 RasMol 程序的 Chemscape ChimeTM 由 MDL 信息系统公司开发并为大众使用。用 David C. Richardson 馈赠和编写的 MAGE 程序演示 Kinemages, 他也编写并提供 PREKIN 程序。作者利用该程序作出 Kinemages。

我还要特别感谢审阅此书的下列同仁们:

Marjorie A. Bates
University of California at Los Angeles
Charles E. Bowen
California Polytechnic University
Caroline Breitenberger
The Ohio State University
Scott Champney
East Tennessee State University
Kathleen Cornely
Providence College
Bonnie Diehl
The Johns Hopkins University
Jacquelyn Fetrow
University of Albany

Jeffrey A. Frisch
Illinois Wesleyan University
Michael E. Friedman
Auburn University
Arno L. Greenleaf
Duke University
Michael D. Griswold
Washington State University
James Hageman
New Mexico State University
Lowell P. Hager
University of Illinois at Urbana-Champaign
LaRhee Henderson
Drake University

Diane W. Husic	Raghu Sarma
<i>East Stroudsburg University</i>	<i>State University of New York at Stony Brook</i>
Larry L. Jackson	Bryan Spangelo
<i>Montana State University</i>	<i>University of Nevada at Las Vegas</i>
Jason D. Kahn	Gary Spedding
<i>University of Maryland at College Park</i>	<i>Butler University</i>
Barrie Kitto	Pam Stacks
<i>University of Texas</i>	<i>San Jose State University</i>
Anita S. Klein	Scott Taylor
<i>University of New Hampshire</i>	<i>University of Toronto</i>
Paul C. Kline	David C. Teller
<i>Middle Tennessee State University</i>	<i>University of Washington</i>
W. E. Kurtin	Steven B. Vik
<i>Trinity University</i>	<i>Southern Methodist University</i>
Robley J. Light	Jubran M. Wakim
<i>Florida State University</i>	<i>Middle Tennessee State University</i>
Robert D. Lynch	Joseph T. Warden
<i>University of Massachusetts-Lowell</i>	<i>Rensselaer Polytechnic Institute</i>
Dave Mascotti	William Widger
<i>John Carroll University</i>	<i>University of Houston</i>
Gary E. Means	Bruce Wightman
<i>The Ohio State University</i>	<i>Muhlenberg College</i>
Laura Mitchell	Kenneth O. Willeford
<i>Saint Joseph's University</i>	<i>Mississippi State University</i>
Tim Osborne	Robert P. Wilson
<i>University of California at Irvine</i>	<i>Mississippi State University</i>
G. R. Parslow	Adele Wolfson
<i>University of Melbourne</i>	<i>Wellesley College</i>
Allen T. Phillips	Cathy Yang
<i>Pennsylvania State University</i>	<i>Rowan University</i>
Leight Plesniak	Leon Yengoyan
<i>University of San Diego</i>	<i>San Jose State University</i>
Stephan Quirk	Ryland F. Young
<i>Georgia Institute of Technology</i>	<i>Texas A & M University</i>

最后, 我们还要感谢 Joel Sussman, Michal Harel 和他们以色列魏斯曼科学研究所的同仁们。感谢他们在我们写作本书时对我们表现的无限热情和与其富有启发的交谈。也要感谢 Yeda 计算机公司, 感谢他们慷慨地提供了 Macintosh 计算机, 供我们在魏斯曼科学研究所时使用。

致 同 学 们

同学们,你们将开始“生命化学”这一发现之旅。在过去一个多世纪中,由成千上万个研究者不懈的努力和巧妙的工作铸成的这一知识宝库,已对医学、农业及我们观察自己和周围世界的方法产生了巨大的影响。这是一部壮丽并让人敬畏的史诗。它将使那些学习它的人们对它产生终生的热爱和迷恋。

在你们开始这一漫游之前,我们有几句忠告:你将要面对的生物化学术语丰富得近乎是一门外语。书的许多章节前后承接,因此你们应当将学习与课程讲授紧密结合,这一点十分重要。章末的材料,包括学习思考题和练习题,是为你们掌握和应用理论而设计的。你们应当在看答案之前,独立完成它们。此外,还要根据参考文献,在互联网上和图书馆中,利用补充材料使自己获得额外的信息。

生物化学是一门极具挑战性的科学,它需要勤奋和智慧。多一份辛劳必将多一份收获。

同学们,迎接这一挑战吧!开始一程激动人心的漫游吧!祝你们旅途愉快!

朱德煦 郑昌学

简 目

第一篇 导言

第1章 生命

第2章 水

第二篇 生物分子

第3章 核苷酸和核酸

第4章 氨基酸

第5章 蛋白质:一级结构

第6章 蛋白质:三维结构

第7章 蛋白质功能

第8章 碳水化合物

第9章 脂质

第10章 生物膜

第三篇 酶

第11章 酶催化

第12章 酶动力学、抑制与调节

第四篇 代谢

第13章 代谢导论

第14章 葡萄糖的分解代谢

第15章 糖原代谢和糖异生作用

第16章 柠檬酸循环

第17章 电子传递和氧化磷酸化

第18章 光合作用

第19章 脂类代谢

第20章 氨基酸代谢

第21章 哺乳动物的燃料代谢:代谢的整体性及其调节

第22章 核苷酸代谢

第五篇 基因表达和复制

第23章 核酸结构

第24章 DNA的复制、修复和重组

第25章 转录与RNA加工

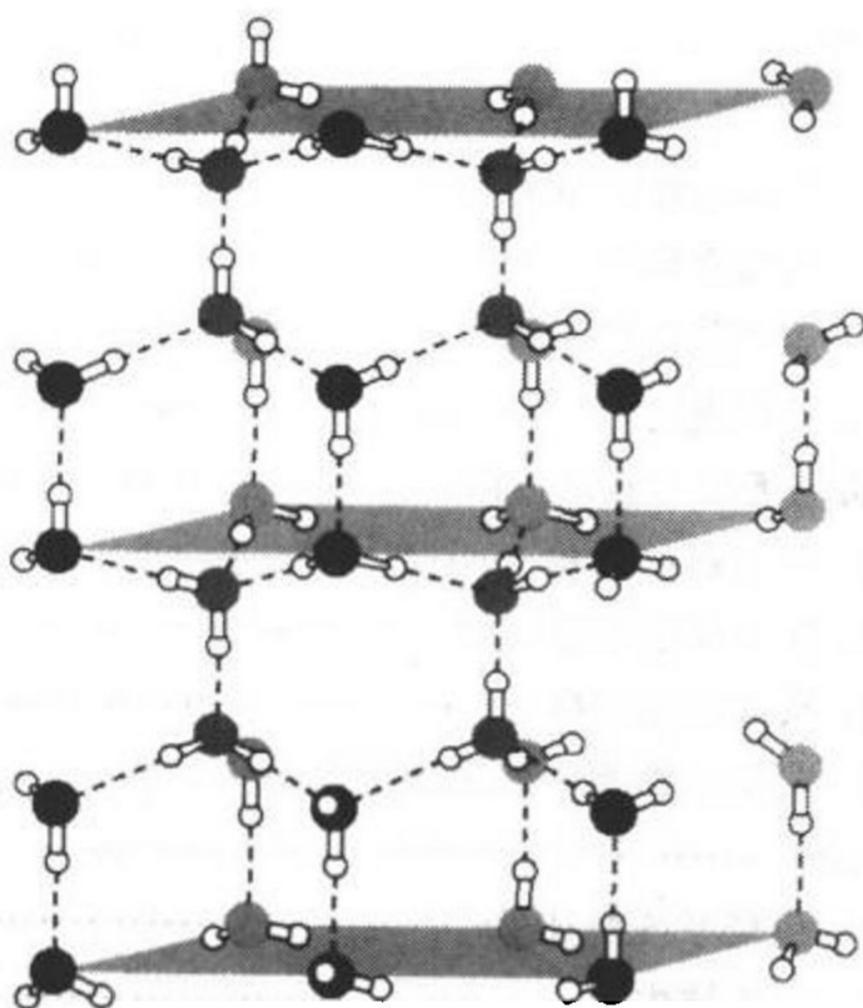
第26章 翻译

第27章 基因表达调控

附录

目 录

第一篇 导言 1



第 1 章 生命 3

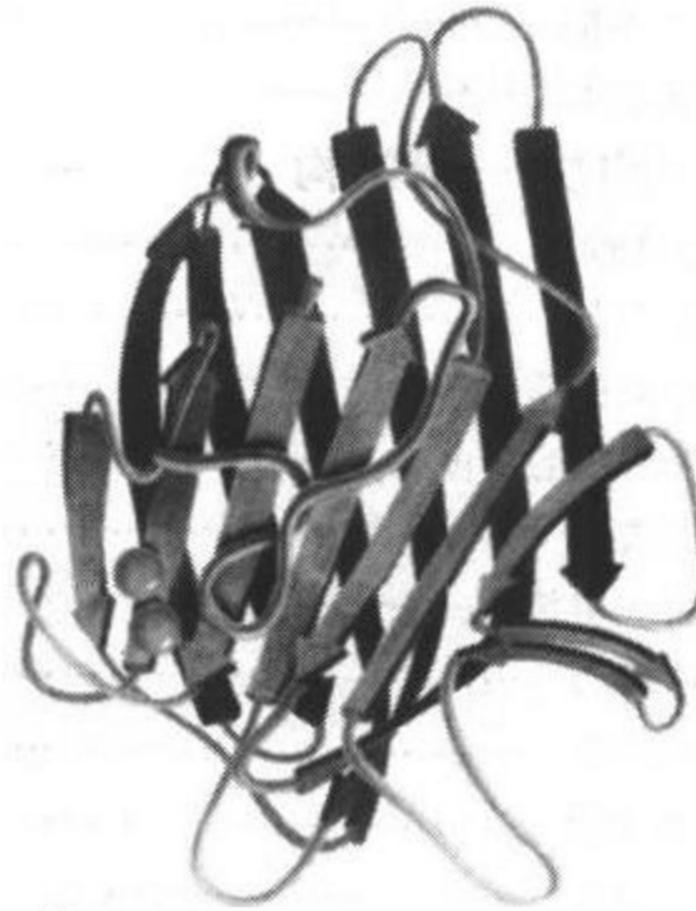
1. 生命的起源 4
A. 前生物世界 4
B. 化学进化 6
2. 细胞的结构 7
A. 细胞的进化 7
B. 原核生物和真核生物 8
3. 生物进化 10
A. 形态分类学和系统发育学 10
B. 复合性的起源 11
C. 生物体如何演化 11
4. 热力学 12
A. 热力学第一定律: 能量守恒 12
B. 热力学第二定律: 熵趋向增加 13
C. 自由能 14
D. 化学平衡和标准状态 15
E. 生命遵循热力学定律 17

第 2 章 水 22

1. 水的物理性质 23
A. 水的结构 23
B. 作为溶剂的水 26
C. 疏水效应 27
D. 渗透和扩散 29
2. 水的化学性质 31

A. 水的电离 31
B. 酸-碱化学 33
C. 缓冲液 35

第二篇 生物分子 41



第 3 章 核苷酸和核酸 43

1. 核苷酸的结构和功能 44
2. 核酸的结构 48
A. DNA 的碱基组成 49
B. 双螺旋结构 50
C. 单链核酸 54
3. 核酸功能的概述 54
A. DNA 携带遗传信息 54
B. 基因指导蛋白质合成 55
C. RNA 世界 57
4. 核酸测序 57
A. 限制性内切核酸酶 58
B. 电泳和限制酶酶切图谱 59
C. 链终止测序法 61
D. 测序、突变和进化 65
5. DNA 重组技术 66
A. 克隆技术 67
B. 基因文库 70
C. 用聚合酶链反应进行 DNA 扩增 71
D. DNA 重组技术的应用 71

第 4 章 氨基酸 80