

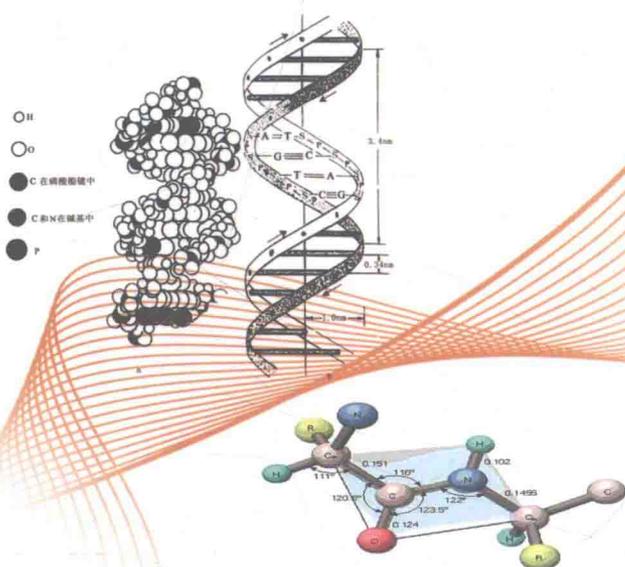


高等教育“十三五”规划教材

生物化学

SHENGWU HUAXUE

李常健 编著



中南大学出版社
www.csupress.com.cn

生 物 化 学

李常健 编著



中南大学出版社
www.csupress.com.cn

图书在版编目(CIP)数据

生物化学 / 李常健编著. --长沙:中南大学出版社, 2017.7

ISBN 978-7-5487-2377-6

I. ①生… II. ①李… III. ①生物化学—高等学校—教材 IV. ①Q5

中国版本图书馆CIP数据核字(2016)第168260号

生物化学

李常健 编著

责任编辑 韩 雪

责任印制 易红卫

出版发行 中南大学出版社

社址:长沙市麓山南路

邮编:410083

发行科电话:0731-88876770

传真:0731-88710482

印 装 长沙印通印刷有限公司

开 本 787×1092 1/16 印张 16.25 字数 410千字

版 次 2017年7月第1版 2017年7月第1次印刷

书 号 ISBN 978-7-5487-2377-6

定 价 45.00元

图书出现印装问题,请与经销商调换

前 言

《生物化学》是生命科学及其相关专业的一门重要基础课程，它涉及化学、生物学、物理学等多门学科，是后续其他课程学习的基础。本书主要介绍了生物大分子的组成、结构、性质、功能；物质在生物体内的转化以及转化过程中能量的消耗和释放；不同物质代谢间的联系及不同生命现象间的关系；遗传信息的传递与基因表达的调控等。本书是编者总结多年教学实践经验的基础上，搜集国内外已有优秀教材的最新素材编写成的。本书分三篇共14章，第一篇静态生物化学，第二篇动态生物化学，第三篇遗传信息的传递。本书的编写分工为：第1、5章由李常健编写，第7、8章由廖阳编写，第4、11、13章由袁志辉编写，第2、6、9章由李玲编写，第3、10章由闫荣玲编写，第12章由邵金华编写，第14章由黄国文编写，全书由李常健统一整理。本书具有逻辑清晰、难度适中、重点突出、科学严谨等特点。

在本书的编写过程中，编者付出了大量的心血，但不足之处难免存在，恳请读者批评指正，我们将及时进行修订。

本书可作为高等院校生物学技术、生物工程、食品科学、制药工程及相关专业本科生的教材使用，也可供从事相关专业的科技人员参考之用。

编 者

2017年6月

目 录

第一篇 静态生物化学

第一章 绪论	(1)
第二章 糖类	(9)
第一节 单糖	(9)
第二节 寡糖	(14)
第三节 多糖	(16)
第四节 糖复合物	(19)
第三章 蛋白质	(22)
第一节 蛋白质概述	(22)
第二节 氨基酸	(23)
第三节 肽	(32)
第四节 蛋白质的结构	(34)
第五节 蛋白质结构与功能的关系	(39)
第六节 蛋白质性质及序列测定	(42)
第四章 核酸化学	(47)
第一节 核酸的种类、分布与化学组成	(47)
第二节 核酸的分子结构	(52)
第三节 核酸的某些理化性质及分离提纯	(60)
第四节 病毒和核蛋白	(65)
第五节 核酸的分离和人工合成	(67)
第五章 脂类	(71)
第一节 概述	(71)
第二节 脂类的分类与结构	(71)
第六章 维生素与辅酶	(79)
第一节 概述	(79)
第二节 脂溶性维生素	(80)
第三节 水溶性维生素与辅酶	(83)

第七章 酶	(95)
第一节 酶的概述	(95)
第二节 酶的结构	(98)
第三节 酶促反应速度的影响因素	(100)
第四节 酶促反应的机制	(109)
第五节 酶活力测定	(110)

第二篇 动态生物化学

第八章 生物氧化	(112)
第一节 新陈代谢与生物氧化概述	(112)
第二节 二氧化碳的生成	(115)
第三节 水的生成	(115)
第四节 ATP 的生成	(119)
第九章 糖代谢	(123)
第一节 多糖的降解	(123)
第二节 单糖的分解代谢	(125)
第三节 糖原的合成与分解	(144)
第四节 糖异生作用	(145)
第十章 蛋白质代谢	(149)
第一节 蛋白质的降解	(149)
第二节 氨基酸的分解代谢	(150)
第三节 氨基酸合成代谢	(163)
第十一章 核酸的酶促降解和核苷酸代谢	(165)
第一节 核酸的酶促降解	(165)
第二节 核酸的降解	(167)
第三节 核苷酸的合成代谢	(169)
第十二章 脂类代谢	(176)
第一节 脂肪的分解代谢与转化	(176)
第二节 脂肪的合成代谢	(188)
第三节 类脂代谢	(198)
第四节 脂类在动物体内运转的概况	(203)
第十三章 核酸的生物合成	(208)
第一节 DNA 的生物合成	(209)

第二节	在 DNA 指导下 RNA 的合成	(220)
第三节	RNA 的复制	(226)
第十四章	蛋白质的生物合成	(232)
第一节	蛋白质生物合成体系	(232)
第二节	蛋白质的生物合成过程	(238)
第三节	蛋白质合成后加工和运输	(242)
第四节	蛋白质生物合成与医学的关系	(245)
参考文献	(249)

第一章 绪论

生物化学(biochemistry)是研究生物体分子组成及其化学变化规律的科学,是运用化学的原理与方法从分子水平解释生命现象的科学,其涉及的主要研究内容包括生物体的分子组成、结构与功能、物质与能量代谢和调控以及遗传信息的储存、传递与表达,它也是一门涉及化学、生物学、物理学等多学科交叉学科。

一、生物化学的研究内容

生物化学的研究内容主要有以下三个方面。

1. 生物体的分子组成

除了水和无机盐外,生物体主要由糖类、脂类、蛋白质、核酸等生物大分子及其分解产物组成,对于高等生物体则还包括维生素、激素等有机小分子。因此,生物化学的一个重要研究内容就是研究组成生物体的糖类、脂类、蛋白质、核酸、维生素等分子的定义、性质、结构、功能。

2. 物质与能量代谢

细胞中的物质均不断发生着新陈代谢。因此,生物化学的另一个重要的研究内容就是细胞中糖类、脂类、蛋白质、核酸等物质的代谢历程,包括它们的合成、分解、调控以及随之发生的能量变化(产生与消耗)。

3. 遗传信息的储存、传递与表达

组成生物体的细胞以及体内生理活动的执行者——蛋白质在不断更新,这就要求承载着遗传信息的 DNA 分子根据需要进行复制、发生转录与翻译。而对于一些遗传物质为 RNA 的病毒来说,还会发生 RNA 的复制以及从 RNA 转变为 DNA 的逆转录。总体上,实质就是我们熟知的“中心法则”所包含的遗传事件。弄清楚生物体围绕中心法则发生的遗传信息的储存、传递与表达是生物化学的重要研究内容之一。

二、生物化学的发展简史

1. 生物化学的发展阶段

19 世纪末,德国化学家李比希(Liebig)在他的著作中首次提出了“新陈代谢”这个词。1877 年德国的霍佩-赛勒(Hoppe-Seyler)提出“Biochemie”一词。1903 年生物化学(biochemistry)这一名词被引入而使其成为一门独立的学科。可见,生物化学起源于 18 世纪晚期,发展于 19 世纪,20 世纪初成为一门独立的学科,其发展大体可分为 3 个阶段。

(1) 静态生物化学阶段

18 世纪中叶到 20 世纪初,主要进行了生物体化学组成、结构、含量的分析研究,发现生

物体主要由糖、脂、蛋白质和核酸 4 大类有机物质组成。这一时期,舍勒对生物体各种组织化学的组成开展了研究(1775 年前后),奠定了生物化学的基础;拉瓦锡于 1785 年首先证明在呼吸过程消耗氧气产生二氧化碳与热能,阐明了呼吸过程的本质,这是生物化学中生物氧化与能量代谢研究的开端。之后,伯纳在消化方面,巴斯德在发酵方面,李比格在生物物质的定量分析方面都做出了显著的贡献。不难看出,这一时期的生物化学研究的发展多依附于有机化学。这些开创性的研究促进了后来人们对生物体内的糖类、脂类及氨基酸等物质的深入研究。19 世纪核酸的发现,进一步加速了人们对生命本质的探索进程。

(2) 动态生物化学阶段

20 世纪初到 20 世纪 50 年代,随着同位素示踪技术、色谱技术等分析手段的广泛应用,生物化学从单纯的组成分析深入到物质的代谢途径、动态平衡、能量转化的研究,并取得了实质性突破。这一时期的标志事件有:1932 年,英国科学家 Krebs 建立了尿素合成的鸟氨酸循环,之后在 1937 年他又提出了各种化学物质的代谢枢纽——三羧酸循环的基本化学历程;1940 年,德国科学家 Embden 和 Meyerhof 阐明了糖酵解代谢途径;这一时期,人们还发现了必需氨基酸、必需脂肪酸、各种维生素及生物生命活动不可缺少的微量元素;确定了酶的蛋白本质并研究酶、维生素、激素等生物活性物质在代谢中的作用;基本阐明了糖、脂、蛋白质代谢的相互联系。可以看出,这一时期生物化学主要关注的是物质在体内进行代谢时的动态变化,所以被称为动态生物化学阶段。

(3) 现代生物化学阶段

1953 年, Watson 和 Crick 提出了 DNA 的双螺旋结构模型,从那以后,人们对核酸的研究进入了一个崭新的阶段,甚至由此产生了一门新的学科即分子生物学。从此,生物化学的研究也进入到了探讨不同生物大分子之间的关系与相互作用的阶段,特别是蛋白质化学和核酸化学成为研究重点。这一时期,生物化学取得了空前的发展,集中表现在:提出了解释 DNA、RNA 和蛋白质三者关系的“中心法则”;破译了 DNA 链中的遗传密码;进行了核酸与蛋白质分子以及结构与高级结构的测定;人工合成了多种具有生物化学活性的蛋白质和基因。而近 20 年来,人类基因组计划的实施、克隆技术的成功则进一步推动生物化学的发展进入一个前所未有的阶段。

2. 与生物化学相关的诺贝尔奖

为更好地呈现出 20 世纪以来人们在生物化学及其相关学科上取得的长足进步与突破性发展,本书整理了与生物化学相关的诺贝尔获奖列表,如表 1-1 所示。

表 1-1 生物化学相关的诺贝尔奖列表

年份	获奖者(国籍)	主要贡献
1902	Fischer E(德)	对糖、肽和嘌呤类化合物的发现与合成
1907	Buchner E(德)	发现无细胞发酵现象,提出酒化酶(酵素)概念
1910	Wallach O(德)	研究萜类和脂环族化合物
1915	Willstater R(德)	研究植物色素、叶绿素
1927	Wieland H(德)	研究胆酸等甾族化合物

续表 1-1

年份	获奖者(国籍)	主要贡献
1928	Windaus A(德)	胆固醇的组成及其与维生素的关系
1929	Harden A(英)	糖的发酵机理、酶与辅酶的作用
1930	Fischer H(德)	研究血红铁素与叶绿素并合成血红铁素
1937	Haworth W(英)	糖的半缩醛结构、维生素 C 的全合成
	Karrer P(瑞士)	测定了维生素 B ₂ 的结构
1938	Kurn R(德)	类胡萝卜素、维生素 A、维生素 B
1939	Butenandt A(德)	性激素化学
	Ruzicka L(瑞士)	萜类化学、核黄素、天然产物
1946	Sumner J B(美) Northrop J H(美) Stanley W M(美)	蛋白酶的结构、复制机理
1947	Robinson R(英)	生物碱和植物天然产物
1948	Tiselius A W K(瑞典)	血清蛋白等的电泳、吸附分析法
1952	Martin A(英), Syngé R(英)	分配色谱和纸色谱分析法
1953	Fritz A. Lipthann(美)	发现辅酶 A 及其在中间代谢中的重要性
	Hans A. Krebs(英)	发现柠檬酸循环
	Staudinger H(德)	聚合物的大分子理论
1954	Pauling L(美)	化学键理论和蛋白质的螺旋结构
1955	Theorell A T(瑞典)	发现氧化酶的性质和作用方式
	Vigneaud V D(美)	多肽和激素的合成
1957	Todd A R(英)	核苷酸的合成和核苷酸辅酶
1958	Sanger F(英)	胰岛素结构的测定
1959	Ochoa S(美) Kornbefg A(美)	发现 RNA 和 DNA 生物合成机制
1961	Calvin M(美)	光合作用中的化学过程
1962	Kendrew J C(英) Perutz M F(英)	血红蛋白结构的测定
	Watson J(美) Crick F(英) Wilkins R(美)	发现 DNA 双螺旋结构
	Hodgkin D C(英)	青霉素和维生素 B ₁₂ 等晶体结构的测定
1964	Bloch K(美) Lgnen F(德)	发现胆固醇和脂肪酸代谢的机制和调节

续表 1-1

年份	获奖者(国籍)	主要贡献
1965	Jacob F(法) Lwoff A(法) Monod J(法)	蛋白质合成调节机制的操纵子学说
	Woodward R B(美)	胆固醇、维生素 B ₁₂ 等复杂分子的全合成方法
1968	Holley R W(美) Khorana H G(美) Nirenberg M(美)	阐明蛋白质生物合成中遗传密码及其功能
1970	Leloir L F(阿根廷)	糖的代谢作用
1972	Edelman G M(美) Porter R R(英)	确定抗体的化学结构
	Anfinsen C B(美) Moore S(美) Stein W H(美)	核糖核酸酶的结构和功能
1975	Cornforth J W(澳)	酶的立体专一性反应过程
1978	Arber W(瑞士) Nathans D(美) Smith H O(美)	发现限制性内切酶
	Mitchell P D(英)	细胞中的能量转换(化学渗透学说)
1980	Gilbert W(美) Berg P(美) Sanger F(英)	脱氧核糖核酸的测序、重组
1982	Kluger A(英)	电子显微镜技术和核酸、蛋白质的结构测定
1984	Merrifield B(美)	多肽固相合成方法
1985	Brown M S(美) Goldstein J L(美)	发现胆固醇代谢的调节作用
1988	Michel H(德) Deisenhofer J(德) Huber R(德)	细菌光合作用的反应中心和机制
1989	Altman S(美) Cech T R(美)	具有催化作用的核糖核酸
1992	Fischer E H(美) Krebs E G(美)	发现蛋白质磷酸化是一种生物调节机制
1993	Mullis K B(美)	多聚酶链式反应
	Roberts RJ(美) Sharp P A(美)	发现断裂基因
	Smith M(加)	寡聚核苷酸定点诱变技术
1994	Gilman I G(美) Rodbell M(美)	G 蛋白及其在细胞内信号转导中的作用

续表 1-1

年份	获奖者(国籍)	主要贡献
1997	Prusiner S B(美)	朊病毒的发现
	Boyer P D(美) Walker J E(英) Skou J C(丹麦)	生物膜内 ATP 合成酶和离子输送能量转换
1998	Furchgott R(美) Ignarro L J(美) Murad F(美)	发现一氧化氮(NO)是心血管系统的信号分子
1999	Blobel G(美)	发现蛋白质具有控制其运输和定位的内在信号
2002	Tanaka K(日) Fenn J B(美) Wuthrich K(瑞士)	生物大分子的 MS 和 NMR 测定
2003	Mackinnon R(美) Agre P(美)	水、无机离子在细胞膜的选择性通道机理
2004	Ciechanover A(美) Hershko A(以) Rose I(美)	泛素调节的蛋白质降解机理
2006	Kornberg R D(美)	描述真核细胞的转录
2008	Shimomura O(日) Chalfie M(美) Tsien R Y(美)	发现和改进绿色荧光蛋白
2009	Blackburn E(美) Greider C(美) Szostak J(美)	发现端粒和端粒酶如何保护染色体
	Steitz T(美) Ramakrishnan V(英) Yonath A(以)	破解核糖体结构和功能
2012	Lefkowitz R J(美) Kobilka B K(美)	对 G 蛋白偶联受体的研究
2013	Schekman R W(美) Rothman J E(美) Südhof T C(德)	细胞的囊泡运输与调控
2014	Betzig E(美) Moerner W(美) Hell S(德)	超高分辨率荧光显微技术
2015	Tu Y Y(中) William CC(美) ōmura S(日)	发现青蒿素、阿维菌素以治疗疟原虫、线虫引发的疾病

三、生物化学的发展趋势

人类想弄清楚生命体特别是自身奥秘的欲望推动着生物化学的产生与发展。但直到今日,人类离完全弄清楚自身奥秘,并很好地解决人类健康、寿命等重大问题仍有很远的距离。因此,今后生物化学发展依然会受到这股推力的作用向前发展,未来研究将主要集中在以下几个方面。

1. 生物体重要分子的结构、功能及其作用机制

虽然构成生命的基本生物大分子核酸、蛋白质等的基本组成、结构与功能等已经被阐明,但是生命体是一个极其复杂的结构体系,细胞内的所有生命活动又时刻处于检测与调控中,这涉及许多重要的已发现或未发现的分子(如酶、信使分子等)在其中发挥着关键作用,这些分子的结构、功能及其作用机制等还有无数的未知部分等待人类破解。

2. 功能基因组研究

随着生活水平的提高,人类越来越关注自身的健康、寿命,人类希望自己不仅能活得更长,不被疾病困扰,而且希望不会把不良遗传基因传递到下一代等。人类基因组测序的完成必将极大推进对重大疾病、衰老进程、遗传缺陷相关基因的筛选、克隆、表达、修饰等研究。除了人类基因组之外,还有果蝇、家蚕、水稻、拟南芥等许多物种的基因组序列已经完成测序。关注基因组中各个基因的表达产物的功能及其应用将是基因组测序要重点开展的工作,人们预测功能基因组时代很快就要到来。

3. 物质代谢调控的研究

细胞内的物质代谢是复杂的生化历程,不同物质的代谢途径之间又相互联系、相互协调,形成一张十分繁杂而精确的代谢网络。代谢网络有条不紊地运行归功于细胞的精准调控。目前对细胞代谢调控网络已知的还十分有限,一些未知的调控因子与调控通路还有待人们去揭示。

4. 基因表达调控的研究

尽管人们已经知道,核酸承载着生命的所有遗传信息,主宰着生物体的生长、发育、繁殖、遗传、变异等,是生命的真正操纵者,基因表达正常与否决定着细胞分化、增殖以及相关生理事件能否正常进行。与物质代谢调控一样,基因表达的调控也是一个极为复杂的体系,人们对这一复杂体系的了解还十分欠缺。特别是基因组学研究的推进,导致基因的表达调控研究已经逐渐从单个基因点、线式的调控拓展到立体层面上多基因、基因簇以至整个基因组的调控网络。在今后的研究中,参与基因表达调控的关键顺式作用元件与反式作用因子及其相互作用网络、反式作用因子的修饰与染色质结构重塑等对基因表达调控的机制、基因选择性激活或沉默、增强或衰减的分子机制等将是基因表达调控的研究热点。

5. 生物膜结构与功能

虽然人们对于生物膜结构模型的研究已经比较成熟,已经基本了解了生物膜的基本分子组成与生物膜的生物学功能。但人们发现,随着细胞所处状态和执行功能的不同,生物膜的结构与功能性组分(蛋白质)均会发生相应的改变。又因为生物膜与众多生理活动如能量转换、物质转运、信息传递、细胞增殖等均有十分紧密的联系,这些事件的发生都依赖生物膜的结构及存在膜上的功能性分子,如我国科学家就发现细胞膜上存在一种名叫“v-ATPase-Ragulator”的蛋白复合物起着“分子开关”的作用,调控细胞的合成代谢与分解代谢之间的转化。因此,弄清

楚这些生物膜结构的变化规律以及生物膜膜上功能分子的结构特征与作用机制意义重大。

由上可见,未来生物化学与分子生物学、生理学、细胞生物学等其他多个学科的交叉、渗透、融合将越来越明显。

四、生物化学中的普遍规律与常识

1. 生物体元素组成的统一性

构成生物体的元素共有 27 种,根据其含量的不同,可以分为常量元素与微量元素两类。前者包括 C, H, O, N, S, P, K, Na, Ca, Mg, Cl 等 11 种元素,这 11 种元素的原子序数均在 20 以内,构成了生物体全部干物质质量的 99%。特别是序数均在 8 以内的 C, H, O, N 4 种元素是生物体的主要元素,占到生物体全部干物质质量的 95%。另外 16 种微量元素是 B, F, Si, Se, As, I, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Sn, Mo, 它们的原子序数在 53 以内,在生物体内含量十分稀少。

27 种元素中,碳原子既难得到电子,又难失去电子,最适于形成共价键。碳原子又可通过共价键与其他元素结合,形成化学性质活泼的官能团。氢原子能以稳定的共价键与碳原子结合,构成生物分子的骨架,参与许多官能团的构成,且易与电负性强的氧、氮等原子结合形成氢键以维持生物大分子的高级结构。O, N, S, P 是除 C 以外仅有的能形成多价共价键的元素,可形成各种官能团和杂环结构,对决定生物分子的性质和功能具有重要意义。此外, S, P 还与能量交换直接相关。生物体内重要的能量转换反应,常与 S, P 的某些化学键的形成及断裂有关。一些高能分子中的磷酸苷键和硫酯键是高能键。

可见,组成生物体的化学元素,没有一种是生物界特有的,因为生命本来就是从无机大自然孕育产生的。生物体所采用的构成自身的元素,是经过长期的选择确定的,它们是在自然界丰度较高,易于得到,又能满足生命过程需要的元素。

2. 生物大分子组成、结构、活性的统一性

生物大分子是生命的物质基础,生命是生物大分子的存在形式。每个生物大分子均由大量的基本结构单元通过共价键连接而成,这些基本结构单元单独存在的时候,就是小分子的有机化合物。如蛋白质由氨基酸通过肽键逐一连接而成,多糖由单糖通过糖苷键逐一连接而成,核酸由核苷酸通过磷酸二酯键连接而成,就连严格意义上不算生物大分子的脂类分子中一般也会存在重复单元。

生物分子都有自己特有的结构,这种结构往往复杂而有序。一般把生物大分子结构单元的组成、数量、排列顺序称为其一级结构,而在此基础上经过盘绕折叠形成的三维空间结构则称为生物大分子的高级结构。糖、脂、蛋白质、核酸均形成自身特定的高级结构。需要指出的是,生物大分子的空间结构是其生物学活性的前提。也就是说,在生物体内的生物大分子只有处于正确合理的空间结构条件下,才能表现出生物学活性。若由于自身或者外界原因而不能形成正确的空间结构则不能发挥其生理功能,此时,要么是机体的某种特定调节机制的需要,要么是一种异常。当然,空间结构对功能的决定作用并非意味着一级结构不重要,相反,一级结构中蕴藏着高级结构的信息,如蛋白质一级结构中,肽链的某个氨基酸异常都可能导致蛋白质分子不能形成正确的高级结构,从而不能表现出生物学活性。

3. 遗传信息传递与表达的统一性

除少数病毒外,生物体的遗传物质均为 DNA。DNA 上核酸的排列顺序所承载的遗传信

息决定着生物体的一切生命活动(包括生、老、病、死)。然而,其对生物体的控制需要经过一定的途径使自身承载的遗传信息得以传递与表达才能完成。研究发现,不同物种虽然结构复杂程度与进化等级高低各不相同,但却均采用“转录”与“翻译”来完成这一事件。即 DNA 先在细胞核通过转录形成 RNA,生成的 RNA 再在细胞质的核糖体上进行蛋白质的合成。更重要的是,遗传信息传递与表达的整个过程无疑是十分复杂的,然而所有生物体均十分巧妙地令其简单化,那就是通过“转录”的“碱基配对”以及“翻译”的“遗传密码”来实现遗传信息的精巧无缝对接。实质上,除了转录之外,DNA 与 RNA 的复制也是遵循“碱基配对”这一原则进行的,因此,它是生物体内遗传物质之间相互转化的通则。人们发现,除了个别遗传密码的差异之外,几乎所有的生物体及部分含有遗传物质的细胞器如线粒体、叶绿体均采用同一套遗传密码来进行遗传信息从核酸向蛋白质的转移。

4. 物质与能量代谢的统一性

生物体内的物质代谢均遵循由简到繁、由易到难的原则。物质代谢包括分解代谢与合成代谢,对于分解代谢,不管在细胞外还是细胞内,均需先把大分子物质降解为小分子,再进行后续的代谢历程;而对于合成代谢,生物大分子均是在酶的催化下,由小分子基本结构逐一连接而不断延长形成。对于分解代谢,不得不提的是,三羧酸(TCA)循环是生物体内不同物质代谢的枢纽,这是生物大分子彻底代谢(即最终生成二氧化碳和水等无机物及能量)的必经途径。各种物质代谢均同步伴随着能量代谢,即能量的消耗或生成,ATP 则是各类物质代谢所涉及的能量代谢的共同载体。

5. 生物体结构体系统一性

生物体内的无机元素组成小分子的有机化合物如氨基酸、核苷酸、单糖等;再利用这些简单的有机小分子作为基本构件形成复杂的生物大分子;复杂的生物大分子又进一步构成超分子聚合体,进而形成细胞器、细胞,对于更高级的生物体来说,又会在细胞的基础上形成组织、器官、系统和生物体。因此,生物体均按照这样的从简单到复杂、从低级到高级的规律进行自身结构的组装。不同结构级别有着质的区别,级别越低,结构越简单且没有种属专一性;级别越高,结构复杂,种属专一性越强。

6. 生命时刻处于动态平衡中

“维持稳态”是生命的一个重要特征。贝尔纳(Bernard C)在 100 多年前就发现,外界环境虽然变化和波动很大,但哺乳动物的内环境总能维持基本不变;1926 年坎农(Cannon W B)把这一概念加以发展命名为稳态,并指出稳态不是恒定的,而是一种动态的平衡。生物体的这种动态平衡实质是自身物质与能量的动态平衡。人们认为,处于平衡状态时,生命运行成本最经济,信息传递最畅通。对于生物个体而言,体内通过一套复杂的机制(如动物神经与内分泌调节)时刻监视、调整和维持着这种动态平衡。机体若受到干扰可能会暂时脱离动态平衡,但一般可以通过自身的调节恢复到之前的平衡状态。

思考题

1. 生物化学研究的对象与内容主要有哪些?
2. 生物化学的发展趋势如何?
3. 请简述生物化学与生命科学领域其他课程之间的联系。

第二章 糖类

糖类是自然界中广泛分布的一类重要的有机化合物。日常食用的蔗糖、粮食中的淀粉、植物体中的纤维素、人体血液中的葡萄糖等均属糖类。糖类在生命活动过程中起着重要的作用，是一切生命体维持生命活动所需能量的主要来源。植物中最重要的糖是淀粉和纤维素，动物细胞中最重要的多糖是糖原。

糖类是四类生物大分子之一，广泛存在于生物界。按干重计，糖类物质占植物的 85% ~ 90%，占细菌的 10% ~ 30%，动物中糖类所占质量小于 2%，是生物体生命活动所需能量的主要来源。糖类是细胞中非常重要的一类有机化合物，可作为生物体的结构组分和主要能源物质，在生物体内转变为其他物质，并可作为细胞识别的信息分子。

大多数糖类物质由 C, H, O 三种元素组成，其实验式为 $(\text{CH}_2\text{O})_n$ 或 $\text{C}_n(\text{H}_2\text{O})$ ，也称碳水化合物。根据其聚合度可分为：单糖、寡糖、多糖、复合糖或糖复合物。

第一节 单糖

一、单糖的命名

单糖是不能被水解成更小分子的糖类。单糖的种类很多，有葡萄糖、果糖和核糖等，其中以葡萄糖数量最多、最广。下面以葡萄糖为例介绍单糖。

二、单糖的结构

糖类物质是含多羟基的醛类或酮类化合物。自然界中葡萄糖存在两种结构：①多羟基醛的链状结构；②分子内反应形成的半缩醛的环状结构（分呋喃型和吡喃型）。

1. 链状结构

葡萄糖除了链端碳原子是醛基外，其他 5 个碳原子各带一个羟基，其余的价键与氢相结合。葡萄糖含 4 个手性碳原子（图 2-1），存在 8 对对映体。Fisher E 于 1891 年发表了关于葡萄糖立体化学的著名论文，论证了 16 个旋光异构体中 12 个异构体的立体化学，并于 1902 年获得诺贝尔化学奖。

2. 环状结构

链状葡萄糖分子内发生快速、可逆的亲核加成反应并形成半缩醛的环状结构，Fisher E 于 1893 年正式提出葡萄糖分子环状结构学说。葡萄糖的半缩醛的环状结构可分为分呋喃型和吡喃型两种形式（图 2-3）。单糖由直链结构变成环状结构后，羰基碳原子成为新的手性中心，羰基碳上的差向异构体称为异头物。半缩醛碳原子称为异头碳原子或异头中心。异头

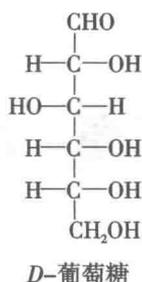


图 2-1 D-葡萄糖的链状结构

碳的羟基与最末端的手性碳原子具有相同取向的异构体称 α 异头物，具有相反取向的称 β 异头物。六元环 D-葡萄糖的两个异头物如图 2-2 所示。

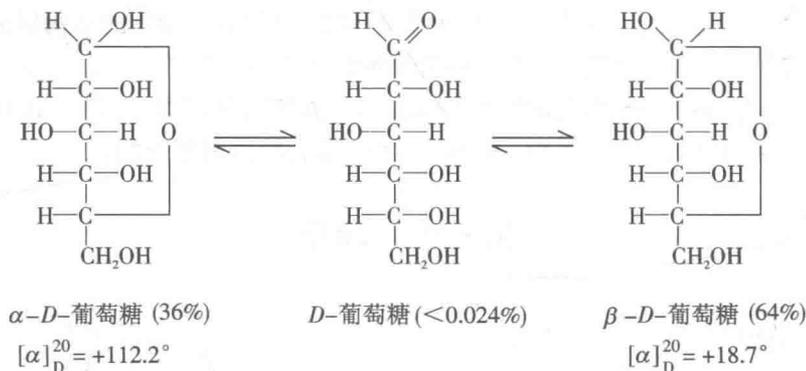


图 2-2 六元环 D-葡萄糖的两个异头物

开链的单糖形成环状半缩醛时，最容易出现五元环和六元环的结构。如 D-葡萄糖 C₅ 上的羟基与 C₁ 的醛基加成生成六元环的吡喃型葡萄糖，D-果糖 C₅ 上的羟基与 C₂ 的酮基加成生成五元环的呋喃型果糖。D-葡萄糖主要以吡喃糖存在，呋喃糖次之，吡喃型比呋喃型稳定。图 2-3 所示为吡喃型和呋喃型的 D-葡萄糖和 D-果糖。

三、单糖的构型

对于旋光异构体，构型是指不对称碳原子的 4 个取代基在空间的相对取向。这种取向只形成两种构型。单糖的构型是以甘油醛（一个不对称碳原子）为基准进行比较而确定的。1906 年人为规定右旋甘油醛为 D 型，左旋甘油醛为 L 型，并选定甘油醛作为其他旋光化合物构型的参考标准。根据这种人为规定的构型标准物确定的化合物构型为相对构型。由于 X 射线衍射技术的发展，测定了某些对映体的真实空间结构，并证实原来人为规定的甘油醛构型与真实的构型是一致的，即过去测得的构型为绝对构型。常见单糖的构型见图 2-4。