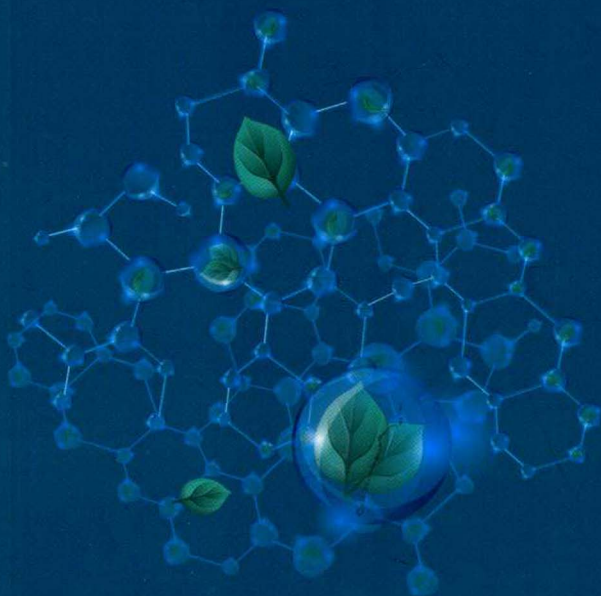


生物化学

主编 王金亭



 **北京理工大学出版社**
BEIJING INSTITUTE OF TECHNOLOGY PRESS

生物化学

主 编 王金亭
副主编 崔志芳 吴广庆
编 委 崔志芳 (山东科技大学)
高春明 (滨州学院)
李 磊 (滨州学院)
李玉玺 (滨州学院)
邱振鲁 (齐鲁理工学院)
石东里 (滨州学院)
吴广庆 (聊城大学东昌学院)
王金亭 (聊城大学东昌学院)
主 审 杜希华 (山东师范大学)

 北京理工大学出版社

BEIJING INSTITUTE OF TECHNOLOGY PRESS

内 容 简 介

本书是北京理工大学出版社组织编写的“十三五”精品教材建设项目,教材以生物化学过程为重点,按照生命体的化学组成、新陈代谢、信息传递与表达和代谢调控的顺序编写。可作为生物类、化学类、食品类、制药类及相关专业应用型本科高校和大专院校教材,也可供科研院所技术人员,医学、农学、环境科学及其他相关专业学生参考。

版权专有 侵权必究

图书在版编目(CIP)数据

生物化学/王金亭主编. —北京:北京理工大学出版社, 2017.12
ISBN 978-7-5682-5059-7

I. ①生… II. ①王… 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(2017)第309669号

出版发行 / 北京理工大学出版社有限责任公司

社 址 / 北京市海淀区中关村南大街5号

邮 编 / 100081

电 话 / (010)68914775(总编室)

(010)82562903(教材售后服务热线)

(010)68948351(其他图书服务热线)

网 址 / <http://www.bitpress.com.cn>

经 销 / 全国各地新华书店

刷 / 三河市天利华印刷装订有限公司

开 本 / 787毫米×1092毫米 1/16

印 张 / 25.25

字 数 / 596千字

版 次 / 2017年12月第1版 2017年12月第1次印刷

定 价 / 89.00元

责任编辑 / 王玲玲

文案编辑 / 王玲玲

责任校对 / 周瑞红

责任印制 / 施胜娟

图书出现印装质量问题,请拨打售后服务热线,本社负责调换

前 言

生物化学是用化学的原理和方法研究生命有机体的组成及其活动规律的科学，是现代生命科学中最活跃的核心学科之一。生物化学发展很快，新的理论和研究成果日新月异，近几十年来，诺贝尔化学奖和生理学或医学奖大多授予了生物化学领域的科学家。在生物化学基础上，发展了一些新的研究领域，如分子生物学、现代基因组学、结构生物学、化学生物学、生物信息学等。生物化学应用广泛，可为现代工业、农业、化工、医药、食品、轻工、环境等领域提供理论依据和实验技术。生物化学内容繁多，不可能在有限的篇幅内全面介绍。在编写过程中，我们尽可能保证教材的科学性、系统性、实用性，力求做到概念清楚、文字简洁、图文并茂。

教材由北京理工大学出版社组织编写，是“十三五”精品教材建设项目。编者均为多年从事生物化学一线教学、具有丰富经验的教师。本书包括 14 章，按照生命体的化学组成、新陈代谢、信息传递与表达和代谢调控的顺序编写。由王金亭任主编，崔志芳、吴广庆任副主编。具体分工如下：王金亭编写第 1、11 章，崔志芳编写第 3、4、5、7 章，吴广庆编写第 2、8、9、10 章，邱振鲁编写第 2、5 章，李磊编写第 6 章，高春明编写第 12 章，李玉玺编写第 13 章，石东里编写第 14 章。全书由王金亭统稿，由山东师范大学杜希华教授审定。

本书主要为生物类、化学类、食品类、制药类及相关轻工技术和生物技术专业应用型本科和大专院校师生编写，也可供科研院所技术人员，医学、农学、环境科学及其他相关专业学生参考。由于编者水平有限，书中难免存在疏漏之处，敬请广大读者批评指正。

编 者

目 录

第 1 章 绪论	1
1.1 生物化学的研究内容	2
1.1.1 生物体的化学组成、结构和功能	2
1.1.2 新陈代谢和调控	2
1.1.3 遗传信息的传递和表达	2
1.2 生物化学的发展简史	3
1.2.1 静态生物化学时期 (18 世纪 70 年代—1903 年)	3
1.2.2 动态生物化学时期 (1903—1953 年)	4
1.2.3 机能生物化学时期 (1953 年至今)	5
1.3 现代生物化学技术及其应用	7
1.3.1 现代生物化学技术	7
1.3.2 生物化学在农业生产中的应用	8
1.3.3 生物化学在工业领域中的应用	8
1.3.4 生物化学在医药行业中的应用	8
习题/思考题	14
第 2 章 蛋白质的化学	15
2.1 蛋白质的概述	16
2.1.1 蛋白质的分类	16
2.1.2 蛋白质的生物学功能	18
2.1.3 蛋白质的元素组成	19
2.2 氨基酸	19
2.2.1 氨基酸的结构通式	19
2.2.2 氨基酸的分类	20
2.2.3 氨基酸的理化性质	23
2.3 肽	28
2.3.1 肽的概念与结构	28
2.3.2 肽的命名	29
2.3.3 天然存在的生物活性肽	29
2.4 蛋白质的结构	30
2.4.1 蛋白质的一级结构	30
2.4.2 蛋白质的空间结构	32
2.4.3 蛋白质结构与功能的关系	39
2.5 蛋白质的性质	41
2.5.1 蛋白质的相对分子质量	41

2.5.2	大分子胶体性质	42
2.5.3	两性电离和等电点	42
2.5.4	蛋白质的沉淀	43
2.5.5	蛋白质的变性和复性	44
2.5.6	颜色反应	45
2.6	蛋白质技术	46
2.6.1	蛋白质的分离纯化	46
2.6.2	蛋白质的含量测定	47
2.6.3	多肽和蛋白质的人工合成	48
	习题/思考题	50
第3章	糖的化学	53
3.1	糖的概述	54
3.1.1	糖的结构	54
3.1.2	糖的分类和命名	54
3.1.3	糖的生物学功能	55
3.2	单糖	55
3.2.1	单糖的结构	55
3.2.2	单糖的性质	58
3.2.3	重要的单糖及其衍生物	60
3.3	寡糖	63
3.3.1	二糖	63
3.3.2	三糖和四糖	64
3.3.3	细胞膜上寡聚糖链	64
3.4	多糖	65
3.4.1	同多糖	66
3.4.2	杂多糖	70
3.5	复合糖	72
3.5.1	糖蛋白与蛋白聚糖	72
3.5.2	糖脂与脂多糖	74
	习题/思考题	77
第4章	脂的化学	78
4.1	脂质概述	79
4.1.1	脂质的概念	79
4.1.2	脂质的分类	79
4.1.3	脂质的生物学功能	80
4.2	脂肪	80
4.2.1	脂肪的结构和性质	80
4.2.2	脂肪酸的种类	82
4.2.3	重要的脂肪酸	83

4.3	磷脂类	84
4.3.1	甘油磷脂	84
4.3.2	重要的甘油磷脂	85
4.4	鞘脂类	86
4.4.1	鞘磷脂	87
4.4.2	脑苷脂	87
4.4.3	神经节苷脂	87
4.5	固醇和其他类脂	88
4.5.1	胆固醇	89
4.5.2	其他类脂	89
	习题/思考题	93
第5章	酶的化学	94
5.1	酶的概述	95
5.1.1	酶的化学本质	95
5.1.2	酶的分类和命名	96
5.1.3	酶的结构	97
5.1.4	酶催化作用的特点	99
5.1.5	酶活力的测定	100
5.2	酶促反应机理	102
5.2.1	中间产物学说	103
5.2.2	诱导契合学说	103
5.2.3	酶的作用机制	104
5.3	酶促反应动力学	106
5.3.1	酶浓度对酶促反应速率的影响	106
5.3.2	底物浓度对酶促反应速率的影响	106
5.3.3	温度对酶促反应速率的影响	108
5.3.4	pH对酶促反应速率的影响	109
5.3.5	激活剂对酶促反应速率的影响	109
5.3.6	抑制剂对酶促反应速率的影响	110
5.4	酶活性的调节	116
5.4.1	酶的变构效应	116
5.4.2	酶的共价修饰	118
5.4.3	同工酶	119
5.4.4	酶原激活	120
	习题/思考题	123
第6章	核酸的化学	125
6.1	核酸的概述	126
6.1.1	核酸的发现和研究的简史	126
6.1.2	核酸的种类和分布	128

6.1.3 核酸的生物学功能	129
6.2 核苷酸	130
6.2.1 核苷酸的结构	130
6.2.2 重要的核苷酸及其衍生物	133
6.3 DNA 的结构	134
6.3.1 DNA 的一级结构	134
6.3.2 DNA 的高级结构	135
6.4 RNA 的结构	141
6.4.1 RNA 的一级结构	141
6.4.2 RNA 的高级结构	141
6.5 核酸的理化性质	145
6.5.1 一般物理性质	145
6.5.2 核酸的紫外吸收	146
6.5.3 核酸的酸碱性质	146
6.5.4 核酸的变性、复性及杂交	146
6.6 核酸的研究方法	147
6.6.1 核酸的分离、纯化和定量测定	147
6.6.2 核酸的超速离心	148
6.6.3 核酸的凝胶电泳	149
6.6.4 核酸的核苷酸序列测定	150
习题/思考题	151
第7章 维生素与辅酶	153
7.1 维生素的概论	153
7.2 水溶性维生素	155
7.2.1 维生素 B ₁ 与脱羧酶辅酶	155
7.2.2 维生素 B ₂ 与黄素辅酶	156
7.2.3 泛酸和辅酶 A	158
7.2.4 维生素 PP 和辅酶 I、辅酶 II	159
7.2.5 维生素 B ₆ 和磷酸吡哆醛	161
7.2.6 生物素与辅酶 R	162
7.2.7 叶酸和叶酸辅酶	163
7.2.8 维生素 B ₁₂ 和 B ₁₂ 辅酶	164
7.2.9 维生素 C	166
7.3 脂溶性维生素	168
7.3.1 维生素 A	168
7.3.2 维生素 D	170
7.3.3 维生素 E	172
7.3.4 维生素 K	173
习题/思考题	181

第 8 章 新陈代谢总论与生物氧化	182
8.1 新陈代谢总论	183
8.1.1 新陈代谢的研究方法	183
8.1.2 生物体内能量代谢的基本规律	185
8.1.3 高能化合物与 ATP	186
8.1.4 磷酸肌酸的贮能作用	188
8.1.5 辅酶 A 的递能作用	189
8.2 生物氧化	189
8.2.1 生物氧化的特点	189
8.2.2 生物氧化的方式	189
8.2.3 生物氧化的产物	190
8.3 生物氧化的系统	191
8.3.1 呼吸链的组成	192
8.3.2 呼吸链的电子传递	195
8.4 氧化磷酸化	196
8.4.1 氧化磷酸化的类型	196
8.4.2 电子传递与 ATP 的生成	196
8.4.3 氧化磷酸化的机制	197
8.4.4 氧化磷酸化的抑制	198
8.5 线粒体外 NADH 的跨膜转运	199
8.5.1 甘油- α -磷酸穿梭系统	199
8.5.2 苹果酸穿梭系统	200
习题/思考题	201
第 9 章 糖的代谢	203
9.1 多糖和低聚糖的酶促降解	204
9.1.1 淀粉的酶促降解	204
9.1.2 淀粉或糖原的磷酸的解——细胞内降解	204
9.1.3 纤维素的酶促降解	205
9.1.4 双糖的酶促水解	205
9.2 糖的分解代谢	206
9.2.1 糖酵解	206
9.2.2 糖的有氧分解	212
9.2.3 戊糖磷酸途径	220
9.2.4 乙醛酸循环	223
9.3 糖的合成代谢	225
9.3.1 糖异生作用	225
9.3.2 糖原的合成	228
9.3.3 淀粉的合成	229
9.3.4 蔗糖的合成	230

习题/思考题	231
第 10 章 脂的代谢	232
10.1 脂肪的代谢	233
10.1.1 脂肪的分解	233
10.1.2 脂肪的合成	244
10.2 磷脂的代谢	250
10.2.1 磷脂的酶促降解	250
10.2.2 磷脂的合成	250
10.3 胆固醇的代谢	253
10.3.1 胆固醇的合成	253
10.3.2 胆固醇的转化	255
10.3.3 胆固醇的排泄	256
习题/思考题	256
第 11 章 蛋白质降解和氨基酸代谢	257
11.1 蛋白质的降解	258
11.1.1 外源蛋白质的酶促降解	258
11.1.2 细胞内蛋白质的降解	260
11.1.3 氨基酸代谢库	261
11.2 氨基酸分解代谢	261
11.2.1 氨基酸的脱氨基作用	262
11.2.2 氨基酸的脱羧基作用	268
11.2.3 氨的代谢去路	270
11.2.4 α -酮酸的代谢去路	275
11.3 氨基酸合成代谢	277
11.3.1 丙酮酸型氨基酸的生物合成	278
11.3.2 丝氨酸型氨基酸的生物合成	278
11.3.3 天冬氨酸型氨基酸的生物合成	280
11.3.4 谷氨酸型氨基酸的生物合成	282
11.3.5 芳香族氨基酸及组氨酸的生物合成	283
11.3.6 氨基酸生物合成的调节	285
习题/思考题	290
第 12 章 核苷酸与核酸代谢	291
12.1 核酸和核苷酸的酶促降解	292
12.1.1 核酸的降解	292
12.1.2 嘌呤的分解	293
12.1.3 嘧啶的分解	294
12.2 核苷酸的合成	294
12.2.1 嘌呤核苷酸的合成	294
12.2.2 嘧啶核苷酸合成	300

12.2.3	脱氧核糖核苷酸的生成	302
12.2.4	三磷酸核苷酸的合成	303
12.2.5	辅酶核苷酸的生物合成	305
12.3	DNA 的复制和修复	307
12.3.1	DNA 聚合酶	307
12.3.2	DNA 的半保留复制	312
12.3.3	DNA 的半不连续复制	313
12.3.4	原核细胞与真核细胞的 DNA 的复制	314
12.3.5	逆转录作用	322
12.3.6	DNA 的损伤与修复	324
12.4	RNA 的生物合成的加工	327
12.4.1	转录 RNA 的复制: DNA 指导下 RNA 的合成	327
12.4.2	RNA 的复制: RNA 指导下的 RNA 的合成	333
12.4.3	转录后 RNA 的加工	334
	习题/思考题	338
第 13 章	蛋白质的生物合成	339
13.1	蛋白质合成体系	340
13.1.1	mRNA 和遗传密码	340
13.1.2	核糖体 RNA 与核糖体	344
13.1.3	转运 RNA 与氨基酸的活化	346
13.2	蛋白质的合成过程	347
13.2.1	氨基酸的活化、转运与校对	347
13.2.2	肽链合成的起始	347
13.2.3	肽链合成的延伸	351
13.2.4	肽链合成的终止	353
13.2.5	蛋白质合成过程中能量的消耗	355
13.2.6	蛋白质合成的抑制剂	357
13.3	蛋白质合成后的加工与定向运输	358
13.3.1	蛋白质合成后的加工	358
13.3.2	蛋白质的定向转运	360
	习题/思考题	364
第 14 章	物质代谢的调控	365
14.1	物质代谢的相互联系	365
14.1.1	糖代谢与脂代谢的联系	365
14.1.2	糖代谢与氨基酸代谢的联系	367
14.1.3	脂代谢与氨基酸代谢的联系	367
14.1.4	核酸与糖、脂类、蛋白质代谢的联系	368
14.2	分子水平的调节	368
14.2.1	关键酶的调节	368

14.2.2	酶活性的调节	369
14.2.3	酶含量的调节	372
14.3	细胞水平的调节	376
14.3.1	细胞内酶的隔离分布	376
14.3.2	膜结构对代谢的调控	377
14.3.3	蛋白质的定位控制	377
14.4	多细胞整体水平的调节	378
14.4.1	激素调节	378
14.4.2	神经调节	379
	习题/思考题	381
附录	中英文术语对照	382
	参考文献	389

第1章 绪 论

引 言

生物化学是研究生命现象的化学本质的科学。生物化学的研究内容主要包括三个方面：一是生物体的化学组成、结构和功能，二是新陈代谢和调控，三是遗传信息的传递与表达。

人类对生物化学的认识是在长期的生产、生活和医疗救护过程中逐渐开始的。中国古代在生物化学的发展上，有很大贡献，在近代生物化学的发展上，欧美一直处于领先地位。

生物化学的研究开始于18世纪70年代，其后经历200多年的发展，可分为三个阶段，即静态生物化学时期（18世纪70年代—1903年）、动态生物化学时期（1903—1953年）和机能生物化学时期（1953年至今）。20世纪50年代以来，生物化学取得重大突破，借助各种物理、化学手段和计算机技术，以核酸研究为核心，对蛋白质、酶、DNA、RNA等生物大分子，进行化学组成、序列分析、空间构象及其生物学功能开展研究，并进行了人工合成，创立了基因工程，形成了分子生物学、生物信息学、化学生物学等学科。

生物化学的迅猛发展加快了现代生物化学技术的开发和应用，在现代工业、农业、食品、医药、环保、国防等领域日益发挥巨大作用。

本章分三节，第1.1节讲生物化学的研究内容，第1.2节讲生物化学的发展简史，第1.3节讲现代生物化学技术的应用。生物化学领域有很多诺贝尔化学奖、生理学或医学奖获得者，他们中很多贡献对生物化学的发展具有划时代意义，课后罗列了1901—2016年生物化学领域诺贝尔奖获奖情况，有助于学生了解生化领域的卓越科学家和重大科学发现。

本章教学目标

1. 了解生物化学的研究内容和方向；
2. 了解生物化学发展简史；
3. 了解生物化学技术的应用情况。

生物化学起源于19世纪的欧洲，缘于科学家应用化学知识揭示生命现象的无意尝试。经过化学、生理学、微生物学、医学、药理学、细胞学、物理学、计算机科学、工程力学等众多学科的相互渗透与融合，经过近两个世纪的发展，其已经成为生物学及诸多与生物相关学科的基础，成为现代生物学中发展最快的一门前沿学科。

1.1 生物化学的研究内容

生物化学 (Biochemistry) 就是生命的化学, 是运用化学的原理、技术和方法研究生命有机体的化学组成及其化学变化规律, 进而揭示生命活动化学本质的一门基础科学。生物化学介于化学、物理学和生命科学之间, 是在分子水平探讨生命现象及其化学本质。

生物化学的研究范畴主要包括三个方面: 一是生物体的化学组成、结构和功能, 二是新陈代谢和调控, 三是遗传信息的传递与表达。

1.1.1 生物体的化学组成、结构和功能

生物体的化学组成非常复杂, 从无机物到有机物, 从小分子物质到生物大分子, 种类繁多、结构复杂、功能各异。生物体的基本物质包括糖类、脂类、蛋白质和核酸四大类, 除此之外, 还有很多有机酸、酶、维生素、激素、生物碱、无机离子等物质, 它们是生物体完成各种生命活动的物质基础。

有关生物体组成成分的分析与鉴定, 尽管是生物化学发展初期的主要研究内容, 但时至今日仍有许多新物质不断被发现。如陆续发现的干扰素、环核苷酸、钙调蛋白、粘连蛋白、外源凝集素等, 已成为当前重要的研究课题。早已熟知的化合物也会被发现新的功能。如 20 世纪初发现的肉毒碱, 50 年代被认定为一种生长因子, 60 年代又确定是生物氧化的一种载体; 作为分解产物的腐胺和尸胺也发现与精胺、亚精胺等具有多种生理功能, 不仅调节核酸和蛋白质的合成, 也参与调节 DNA 超螺旋的稳定作用和细胞分化。因此, 有关生物体化学组成、结构和功能的研究仍然是当前和今后生物化学的重要研究内容。

1.1.2 新陈代谢和调控

新陈代谢是生命活动的基本特征, 新陈代谢是有机体内完成物质转化和能量代谢的根本途径。生命活动需要物质与能量, 糖类是生物体最直接的能源物质, 脂类、蛋白质也是很重要的能量来源。通过分解代谢和合成代谢, 生物体自身组成物质不断更新, 并为生命活动提供能量。生命不息、代谢不止, 酶作为特殊的生物催化剂, 在新陈代谢过程中起着决定性的作用。各类物质的分解途径、合成途径, 既相对独立, 又互相配合, 彼此协调、有条不紊。生物化学一直致力于研究生命系统中各种物质的代谢途径及其调控机制。

1.1.3 遗传信息的传递和表达

生命现象延续不断, 就在于遗传信息的复制、传递和表达。核酸是遗传信息的携带者, 通过对核酸结构与功能的研究, 阐明了基因的本质、遗传信息传递的中心法则和基因表达的途径。遗传信息的传递和表达, 主要是通过 DNA 的复制、RNA 的转录及蛋白质合成实现的。有关基因表达的调控知识, 多是来自对原核生物的研究, 真核生物基因的调控尚待深入探讨。

1.2 生物化学的发展简史

人类对生物化学的认识是在长期的生产、生活和医疗救护过程中逐渐开始的。最早的记录是公元前 22 世纪用谷物酿酒，以后北魏贾思勰记载用曲液进行酿造，唐代孙思邈《千金要方》记载中草药治疗脚气病，北宋沈括《梦溪笔谈》记载“秋石阴练法”从人尿中提取性激素，明代李时珍著《本草纲目》详述人体的代谢物、分泌物，等等。中国古代在生物化学的发展上有很大贡献，只是由于历代封建王朝尊经崇儒，斥科学为异端，在近代生物化学的发展上建树较少，欧洲一直处于领先地位。

17 世纪初，比利时海尔蒙特 (J. B. van Helmont, 1577—1644) 第一个尝试用化学方法去了解人类和生物的生理构造，这是生物化学的早期萌芽。18 世纪后期，法国拉瓦锡 (A. L. Lavoisier, 1743—1794) 首次证实了动物身体的发热是由于体内物质氧化所致，阐明了机体呼吸的化学本质，从此拉开了生物化学的研究序幕。

生物化学的研究开始于 18 世纪 70 年代，其后经历 200 多年的发展，有两个里程碑式的节点：一是 1903 年德国科学家纽伯格 (Carl Neuberg) 正式提出生物化学并且其成为一门独立学科，二是 1953 年 Watson 和 Crick 提出 DNA 的双螺旋结构。据此可以将生物化学的发展史粗略地划分为三个阶段。

1.2.1 静态生物化学时期 (18 世纪 70 年代—1903 年)

18 世纪 70 年代至 20 世纪初，生物学已发展为独立的学科，化学体系也比较完整，有些科学家尝试用化学的基本原理解释生理现象，为生物化学的诞生奠定了基础。

1770—1774 年，英国化学家普里斯特里 (J. Priestly) 发现了 O_2 ，并指出动物消耗氧而植物产生氧。1779—1796 年，荷兰人简·英格豪斯 (Jan Ingenhousz) 证明在光照条件下绿色植物吸收 CO_2 并放出 O_2 。1785 年，法国化学家拉瓦锡 (Lavoisier) 证明，动物呼吸是体内缓慢和不发光的燃烧，吸进 O_2 、呼出 CO_2 ，同时放出热能，首次提出动物身体发热源于体内物质氧化，这是生物化学中生物氧化和能量代谢的开端。

1776—1778 年，瑞典化学家舍勒 (C. W. Scheele) 从天然产物中分离出甘油、柠檬酸、苹果酸、酒石酸、尿酸等。

1828 年，德国化学家维勒 (F. Wohler) 在实验室用无机物氰酸铵合成了有机物尿素。成功合成尿素，改变了人们认为有机物只能在生物体内合成的观点，开阔了生物化学的研究视野，有人甚至提出把尿素合成作为生物化学诞生的标志。

1840 年，德国化学家李比希 (J. Von Liebig, 1803—1873) 提出了糖、脂类、蛋白质及其新陈代谢 (metabolism) 的概念。

1849 年，法国微生物学家巴斯德 (Louis Pasteur, 1822—1895) 开始进行发酵的研究；1857 年提出酒精发酵是生物学过程，必须是活的酵母细胞才能进行。而德国化学家李比希等人坚持酒精发酵是纯粹的化学过程。从此展开了关于发酵本质问题长达半个世纪的论战。

1868 年，瑞士生物学家米歇尔 (F. Miescher, 1844—1895) 从外科绷带脓液的白细胞核中发现一种含有磷和氮的物质，命名为核素；1889 年，阿尔特曼 (R. Altmann) 将核素

更名为核酸；1885—1900年间，德国生理学家柯塞尔（A. Kossel, 1853—1927）和他的学生琼斯（W. Johnew, 1865—1935）、莱文（P. A. Levene, 1896—1940）证实核酸由不同的碱基组成，最简单的单体结构是碱基-核糖-磷酸构成的核苷酸。

1877年，德国生理化学家侯普-赛勒（Hoppe-Seyler）因为血红蛋白的工作，首先提出“Biochemie”一词，译成英语为“Biochemistry”，即生物化学，并将其定义为所有与生物分子有关的一切内容。

1897年，德国布赫纳两兄弟（Eduard Buchner & Hans Buchner）成功地从酵母细胞分离出具有发酵作用的物质，统一了双方的认识。这是一次质的飞跃，为生物催化剂——酶的应用奠定了基础。

1903年，德国化学家纽伯格（C. Neuberg）正式提出“生物化学”的概念，从此诞生了一个新领域——生物化学，形成了生物化学这门独立的学科。

这个时期，科学家用化学的观点研究生物的生理问题，取得了不少成果，主要是分析和研究生物体的化学组成及其理化性质，发现生物体主要由糖、脂、蛋白质和核酸四大类有机物质组成。科研成果以静态描述为主，是生物化学发展的准备和酝酿阶段。

1.2.2 动态生物化学时期（1903—1953年）

20世纪初至20世纪50年代，随着分析鉴定技术的进步，尤其是微量分析技术、放射性同位素标记技术等手段的应用，维生素、激素、酶相继发现，酶的化学本质和作用机理基本阐明，物质代谢、能量代谢及其调控等取得了显著成果，生物化学进入蓬勃发展的动态时期，现代生物化学的框架基本确立。

德国化学家费歇尔（E. Fischer）经过连续10年蛋白质的研究，于1902年提出多肽结构理论，1907年成功地合成了由18个氨基酸分子连成的多肽，为化学家研究蛋白质的结构提供了一个框架。1923年，维格诺德（Vgeneaud）完成了多肽激素的合成工作。20年后掀起了蛋白质的研究热潮，有关蛋白质的结构、功能不断被揭示。

1878年，德国生理学家库恩（F. W. Kuhne）研究发现，发酵不是酵母本身的作用，而是酵母中某种物质催化了酵解反应，把这种具有催化作用的物质定义为酶（Enzyme）。1894—1913年，费歇尔（E. Fisher）提出酶作用的锁-钥理论，以解释酶的专一性。1903年，亨利（Henri）提出了酶与底物作用的中间复合物学说。1913年，米凯利斯（Michaelis）和门顿（Menten）总结了前人工作，推导出了酶催化反应的动力学方程——米氏方程，对酶反应机理的研究是一个重大的突破。1926年，美国化学家萨姆纳（J. B. Sumner, 1887—1955）从刀豆提取出了脲酶结晶，并证明脲酶是蛋白质。20世纪30年代后，陆续发现并结晶了2000多种酶，其化学本质都是蛋白质，自此确定了酶的化学本质是蛋白质的概念。

1902年，美国生化学家阿贝尔（J. J. Abel）分离出肾上腺素并制成结晶。1905年，英国生理学家斯塔林（E. Starling）提出激素（hormone）一词。1921年，加拿大班廷（F. G. Banting）报告发现胰岛素，1922年1月11日首次使用胰岛素治疗糖尿病。20世纪20年代，人们开始了激素的研究热潮，陆续发现了甲状腺激素、性激素、肾上腺皮质激素、垂体激素等。

1911年，波兰医生冯克（C. Funk）结晶出治疗“脚气病”的复合维生素B，提出

“Vitamine”，意即生命胺。1907年，德国化学家温道斯（A. Windaus）研究了胆固醇并合成了维生素 D₃，1928年因此贡献获得诺贝尔化学奖，从而推进了维生素的研究，各种维生素相继被发现。1933年，英国化学家霍沃思（W. V. Haworth）合成了维生素 C。1931—1935年，瑞士科学家卡勒（P. Karrer）先后研究并成功合成了维生素 A 和维生素 B₂。1935—1937年，德国化学家库恩（R. Kuhn，1900—1967）研究了类胡萝卜素等。后来发现的许多维生素并非胺类，将“Vitamine”改为“Vitamin”。

基于以上物质研究，科学家开始进一步探索物质在体内的代谢规律。1932年，英国科学家克雷伯（Hans Krebs）用组织切片实验证明了尿素的合成过程，提出了尿素循环；1937年，Krebs 又提出了物质代谢的中枢——三羧酸循环（citric acid cycle）途径。1940年，德国三位科学家埃姆博登（G. Embden）、迈耶霍夫（O. F. Meyerhof）、帕纳斯（J. K. Parnas）共同提出糖酵解代谢途径，简称 EMP 途径。1949年，美国生化学家肯尼迪（E. Kennedy）和勒宁格尔（A. Lehninger）证明了克努普（F. Knoop）提出的脂肪酸 β -氧化过程是在线粒体中进行的，并指出氧化的产物是乙酰 CoA，进一步完善了脂肪酸的 β -氧化过程。至此，三大类物质的代谢途径基本确定。这个时期，对呼吸、光合作用、生物氧化及 ATP 在能量代谢中的地位也有了较深入的认识。不过，对生物合成途径的认识要晚得多，在 20 世纪 50—60 年代才阐明了氨基酸、嘌呤、嘧啶及脂肪酸等的生物合成途径。

与此同时，核酸的研究也取得很大进展。经过科塞尔（A. Kossel，1853—1927）和莱文（P. A. Levene，1869—1940）等科学家 20 年的共同努力，1929年由 Levene 提出核酸分为 DNA 和 RNA 两大类。1944年，艾沃瑞（O. T. Avery）通过肺炎双球菌转化实验证明 DNA 是遗传物质；1952年，美国科学家赫尔希（A. D. Hershey）和蔡斯（M. Chase）分别用同位素³⁵S 和³²P 标记噬菌体的蛋白质和 DNA，进一步证实了 DNA 是遗传物质。1950年，美国生化学家查尔加夫（E. Chargaff）总结出 DNA 碱基互补配对的规律。1953年，沃森和克里克在威尔金斯（M. Wilkins）和弗兰克林（R. Franklin）工作的基础上，对 DNA 进行分析，提出了 DNA 的双螺旋结构模型。该模型为日后提出 DNA 半保留复制、遗传信息的中心法则奠定了基础，促进了生命科学的迅速发展，被称为 20 世纪自然科学最伟大的学术成就之一。

1.2.3 机能生物化学时期（1953 年至今）

20 世纪 50 年代以来，生物化学技术取得重大突破，借助各种物理、化学手段和计算机技术，以核酸研究为核心，对蛋白质、酶、DNA、RNA 等生物大分子，开展化学组成、序列分析、空间构象及其生物学功能研究，并进行了人工合成，创立了基因工程，形成了分子生物学、生物信息学、化学生物学等学科。

1. 分子生物学时期

生化技术的改进加快了物质分离、结构鉴定工作。这个时期的生化技术有了重大突破，主要包括：放射性同位素示踪、荧光标记，各种特异的层析技术、电泳技术、超离心技术，红外、紫外、荧光、X 射线、磁共振等物理手段，PCR 技术、氨基酸全自动分析仪、DNA 全自动测序仪等，全面用于生物分子结构和功能的测定。1950年，美国化学家鲍林（L. Pauling）和科里（R. B. Corey）提出角蛋白的 α -螺旋二级结构，为蛋白质空间构象的研究提供了理论基础。1953—1956年，英国生物学家桑格（F. Sanger）完成了胰岛素的氨基酸序列分析；同期，瑞典科学家埃德曼（P. Edman）提出 Edman 降解法测定蛋白质一级结